ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 67

4

АПРЕЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 8.01.82. Подписано к печати 24.03.82. М-26383. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л $9^1/_2+4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = =14.0 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 14.44. Уч.-изд. л. 16.29. Тираж 2251. Тип. зак. 1079.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК (581.5+581.1) : 612.015.4

Л. М. Лукьянова

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИГМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ. II. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ РАСТЕНИЙ

L. M. LUKYANOVA. ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF THE INVESTIGATION OF THE PLANT PIGMENT SYSTEM. II. THE INFLUENCE OF ECOLOGO-GEOGRAPHICAL FACTORS AND SYSTEMATICAL CONFINEMENT OF PLANTS

Во второй части обзора обсуждаются особенности пигментной системы растений из разных эколого-географических зон. Приведены данные о зависимости содержания пигментов пластид от видовой и сортовой принадлежности растений. Рассмотрены результаты исследований влияния внешних факторов на состояние пигментно-белково-липоидного комплекса листьев.

Влияние внешних факторов приводит к адаптивным изменениям в пигментной системе растений, находящихся в естественных условиях. A. Seybold и K. Egle (1937, 1938, 1939, цит. по: Рабинович, 1951), исследовав 24 вида альпийских растений, отметили большой диапазон изменений отношения содержания зеленых и желтых пигментов — от 1.6 до 3.7. Для сравнения приведены цифры этого отношения у равнинных растений — от 2.6 до 4.3.

И. А. Попова (1967) изучила содержание пигментов в листьях памирских растений. Она подчеркивает, что, несмотря на относительную выравненность световых условий на Памире, содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях разных видов растений сильно колеблется. При этом некоторые памирские растения мало отличаются от равнинных по содержанию зеленых и желтых пигментов, хотя у большинства видов содержание хлорофилла относительно низкое.

Таблица, которую мы приводим, позволяет сравнить результаты разных исследователей и хорошо иллюстрирует положение, выдвинутое В. Н. Любименко, о том, что количество хлорофиллов в листьях растений снижается по мере продвижения от экватора к полюсам, т. е. с возрастанием их светолюбия. Важно отметить, что такие изменения не связаны со способом расчета. В отношении каротиноидов за недостаточностью данных такой вывод сделать труднее.

В. Н. Любименко (1916, 1935) писал, что его работы представляют собой только первую попытку установить приспособление пигментной системы в различных условиях осуществления фотосинтеза на разных географических широтах. За последние годы появился ряд публикаций в этом плане. К сожалению, ни одна из них не охватывает достаточно большого диапазона географических широт.

Изучение зависимости от географического положения различных физиологических показателей, в том числе и содержания пигментов пластид у растений, обычно проводят по двум направлениям, сравнивая: а) изменения, происходящие при переселении растений в новые условия существования (контролем в этом случае являются местные растения данного региона), или б) величины тех или иных показателей у растений в местах естественного произрастания в разных эколого-географических районах. Шире распространены работы пер-

Содержание пигментов пластид в листьях растений

Пигменты	Место произрастания (автор)	В процентах к сырому весу			В процентах к сухому весу		
		макси-мум	минимум	среднее	макси-мум	минимум	среднее
Хлорофиллы	Ява, 6° с. ш. (Любименко, 1916)	0.79	0.09	0.27	—	—	—
	Крым, 45° с. ш. (Любименко, 1916)	0.48	0.10	0.25	—	—	—
	Центральная Европа (Seybold, Egle, 1937)	—	—	—	1.2	0.6	0.9
	Петроград, 60° с. ш. (Любименко, 1916)	0.38	0.10	0.24	—	—	—
	Памир, 3860 м над ур. м. (Попова, 1967)	0.26	0.08	0.12	1.0	0.4	0.7
	Кольский полуостров, 67° с. ш. (Закман, 1969)	0.17	0.04	0.11	0.55	0.32	0.4
Каротиноиды	Центральная Европа (Willstätter, Stoll, 1918)	0.07	0.02	0.045	0.20	0.07	0.13
	Памир, 3860 м над ур. м. (Попова, 1967)	0.089	0.025	0.057	0.26	0.12	0.19
	Кольский п-ов, 67° с. ш. (Закман, 1969)	0.06	0.02	0.04	0.20	0.10	0.15

вого направления, хотя очевидно, что результаты второго направления более информативны, примером чего могут служить исследования Любименко.

Влияние эколого-географических условий на содержание пигментов пластид

а) Зависимость содержания пигментов от географического происхождения растений

В хвое сосны обыкновенной северного происхождения абсолютное содержание хлорофилла значительно ниже, чем в хвое сосны того же вида из центральных областей, что является наследственным признаком (Правдин, Щербина, 1961). Повышенное содержание зеленых пигментов в листьях листопадных деревьев и кустарников южного происхождения также было отмечено (Саидов, Сааков, 1967; Карпилов и др., 1969). Повышенная концентрация зеленых и желтых пигментов обнаружена в листьях растений, интродуцированных в Заполярье из более южных районов (Закман, 1969). При переселении растений с г. Арагац в Москву повысилось содержание зеленых и снизилось желтых пигментов по сравнению с исходным уровнем (Шайдуров, Восканян, 1966). По-видимому, необходимо в каждом отдельном случае учитывать не только перемещение растений по широте местообитания, но и другие условия. Так, нельзя сравнивать растения из районов с различной продолжительностью светового дня, ибо на содержание пигментов влияет и степень светолюбия, и систематическое положение растений (Шкутко, Чаховский, 1968). Вероятно, поэтому при сравнении содержания зеленых пигментов у разных видов одного рода пустынных растений из Средней Азии и Крыма не удалось получить достоверных различий (Наабер, Фазылова, 1968).

б) Зависимость содержания пигментов от условий местообитания растений

В листьях растений районов Бурятии сильно варьирует не столько абсолютное содержание пигментов, сколько соотношение хлорофиллов, в основном за счет хлорофилла а: лесостепь — до 1.6, сухие степи — 2.9—3.6, побережье Байкала — 3.6—6.0 (Ефимов, Харлова, 1968, 1971). В условиях Белоруссии

содержание пигментов у растений различных экологических групп при расчете на площадь листьев изменялось от 2.0 у водных растений до почти 4.0 мг/дм^2 у ксерофитных (Кахнович, Ракицкая, 1973). Авторы приводят также расчет на хлоропласт, при котором различия более заметны, но, к сожалению, не дают расчета на вес листьев, поэтому нет возможности сравнить их результаты с данными предыдущей работы. Более высокое содержание хлорофиллов у ксерофитов отмечала также Н. Н. Гортикова (1950). В листьях древесных и кустарниковых растений из разных мест обитания в Белоруссии различия по накоплению хлорофилла были недостаточно четкими и не позволили авторам сделать определенные выводы (Шкутко, Чаховский, 1970). Отмечая важную роль условий произрастания растений для биосинтеза пигментов, A. Berg (1975) считает, что уровень содержания хлорофилла специфичен для данного вида.

в) Зависимость содержания пигментов от жизненной формы растений

Родственные виды семейства маслинных с различной продолжительностью жизни листа содержат неодинаковое количество пигментов. Оказалось, что способность к накоплению пигментов зависит не столько от степени светолюбия растений, сколько от принадлежности к вечнозеленой или листопадной группе. В листьях листопадных видов, имеющих обширные ареалы, максимальный и средний уровни содержания зеленых и желтых пигментов гораздо выше, чем у видов с более узкими ареалами, к которым принадлежат восточноазиатские вечнозеленые виды изучавшегося семейства (Куликов, Иванцова, 1977). Авторы считают, что относительно низкое содержание пигментов в листьях вечнозеленых растений является их наследственным свойством, которое еще усиливается в условиях культуры. На более низкое содержание пигментов в листьях вечнозеленых древесных растений по сравнению с листопадными указывали Т. Г. Маслова (1957), Л. М. Закман (1969), А. М. Оллыкайнен (1969а, б).

г) Зависимость содержания пигментов от высоты над уровнем моря

Большинство авторов отмечают снижение содержания хлорофиллов и повышение количества каротиноидов в листьях высокогорных растений по сравнению с равнинными. Так, в листьях растений верхнеальпийского пояса г. Арагац (3250 м над ур. м.) содержание хлорофилла было ниже, чем у растений в Ереване (1200 м), но выше, чем у памирских растений (3400—3800 м) (Восканян, 1967; Шайдуров, 1967; Шайдуров, Наринян, 1967). Растения субальпийской зоны высокогорий Армении содержат больше хлорофиллов, чем растения альпийских ковров, т. е. последние проявляют большее светолюбие (Бажанова и др., 1968). Аналогичные данные получены для ряда растений Центрального Кавказа (Хецуриани, 1970). В Бакуриани (1700 м над ур. м.) по сравнению с Тбилиси (400 м) растения тоже характеризовались меньшим содержанием пигментов (Чрелашвили, 1971). В хвое лиственницы сибирской в Тувинской АССР большее количество пигментов обнаружено у растений из поймы реки по сравнению с высокогорьем (Гирс, 1971). В высокогорных лесах Карпат условия субальпийских и альпийских лугов благоприятствуют образованию и накоплению кислородсодержащих каротиноидов (Neamtu et al., 1968). Ранее это было показано Поповой (1958, 1967), отметившей у памирских растений наличие лютеинэпоксида. По мере подъема в горы повышалось содержание каротина в листьях растений Хибин (Бухарин, 1961).

С увеличением высоты над уровнем моря в составе солнечной радиации возрастает доля ультрафиолетовых лучей. Мнения о том, как влияет ультрафиолет на содержание пигментов, расходятся. Так, в горных условиях Казахстана содержание хлорофиллов в листьях яблонь повышается почти в 3 раза по сравнению с равнинными (Джангалиев, Уваров, 1966). Накопление хлорофилла б и виолаксантина и уменьшение содержания менее окисленных пигментов (хлорофилла а и лютеина) под влиянием УФ облучения наблюдали Н. В. Бажанова и А. Г. Геворкян (1970). Там же, в условиях Армении естественная УФ радиация снизила содержание хлорофилла у растений высокогорных районов по сравнению с равнинными (Наринян и др., 1965).

В опытах Т. Н. Годнева и Л. В. Кахнович (1962) добавление ультрафиолета к обычному освещению увеличило содержание пигментов в листьях растений. На увеличение содержания хлорофилла, вызванное ультрафиолетовыми лучами, указывают и другие авторы (Дубров, 1963; Попов, Бакърджиева, 1970).

д) Содержание пигментов в растениях фитоценозов

Особую группу составляют работы по изучению содержания пигментов в растениях различных растительных сообществ. В любом ценозе с ярусным строением возникает недостаток света в результате перехвата солнечной радиации растениями-сообитателями. Комплекс анатомо-морфологических и физиологических адаптаций фотосинтетического аппарата затененных растений нижних ярусов рассмотрела Ю. Л. Цельникер (1978). В опытах наблюдали изменения в пигментной системе листьев, вызванные сменой световых условий. Оказалось, что благодаря значительной функциональной лабильности фотосинтетического аппарата может создаваться многослойный фитоценоз, в котором различные по глубине слои листьев могут работать эффективно: верхние листья — используя полное освещение, а нижние листья и подрост — используя многократно ослабленный свет. Такая адаптация тесно связана с увеличением содержания хлорофилла в теневых листьях. Лишь при очень сильном затенении (до 0.5% от полного солнечного освещения) содержание хлорофилла уменьшается (Цельникер и др., 1971; Цельникер, 1977).

Т. К. Горышина (1969), изучая экологические адаптации дубравных растений, показала пониженное количество зеленых пигментов у ранневесенних эфемероидов по сравнению с видами, вегетирующими летом под пологом леса. При сравнительной характеристике пластидного аппарата растений следует учитывать не только суммарное содержание пигментов, но и количество хлорофилла в каждом хлоропласте. На уровне хлоропласта вели изучение адаптационных изменений фотосинтетического аппарата растений А. Т. Мокроносов с сотрудниками (1973, 1974). L. Tieszen, E. Bonde (1967), Tieszen, P. Johnson (1968) и Tieszen (1970) изучали суммарное содержание пигментов в травянистых растениях тундрового покрова и сравнивали арктические и альпийские популяции трав в условиях Аляски и получили близкие концентрации, но все же несколько повышенные у арктических растений. Суммарное содержание хлорофилла в покрове колебалось в пределах 0.32—0.77 г/м^2, что сопоставимо с данными по альпийской тундре и пастбищам с той же высотой травостоя в умеренных широтах. Корреляция между содержанием хлорофилла и сухим весом растительного материала на 1 м^2 была высокой, а при расчете количества хлорофилла на сухой вес листьев разных видов растений колебания были довольно заметными: от 1.5 до 8.8 мг/г. Самое высокое содержание зеленых пигментов обнаружено у мхов и вересковых, т. е. наиболее сильно затененных компонентов растительного покрова. Авторы интерпретируют свои данные как проявление адаптации растений к низкой интенсивности света в Арктике.

Таким образом, в природных условиях пигментный аппарат растений, испытывая многообразное влияние внешних факторов в сложном комплексе, осуществляет изменения адаптивного характера.

Содержание пигментов в листьях растений различного эволюционного уровня, видовой и сортовой принадлежности

Прямых исследований содержания пигментов в листьях растений, стоящих на разном уровне эволюционного развития, немного. Даже в обширных работах Любименко не сделано обобщения данных в этом плане, хотя есть указание, что существуют растения «бедные» и «богатые» хлорофиллом (Любименко, 1910). Широкое исследование содержания каротина у 119 видов из 23 семейств было проведено в основном у дикорастущих растений Якутии А. Д. Егоровым (1954). Больше всего каротина содержали растения из семейств березовых, крестоцветных и пасленовых, меньше всего — лилейные и сосновые. 35 видов голосемянных и покрытосемянных растений, различных по эволюционному уровню, изу-

чала Маслова (1957, 1958). Обнаружено, что эволюционно более молодые виды растений имеют более высокое содержание хлорофилла. C_3-растения по сравнению с растениями, осуществляющими цикл C_4-дикарбоновых кислот, содержали в листьях меньше хлорофилла, т. е. и в данном случае растения, стоящие на более высоком эволюционном уровне, содержали в листьях больше хлорофилла (Black, Mayne, 1970).

Различные физиологические показатели довольно часто применяются для характеристики устойчивости видов и сортов растений к различным факторам среды. В качестве одного из таких показателей использовали уровень содержания хлорофилла в листьях. В одних работах зависимость между накоплением пигментов и морозоустойчивостью четко прослеживалась (Черненко, 1950; Тверкина, 1959; Аракелян, 1965), в других зависимость была менее четкой — у морозостойких сортов цитрусовых, например, после охлаждения почти не изменялось по сравнению с нестойкими сортами абсолютное количество хлорофилла (Чанишвили, 1969). Показана различная реакция сортов и культур растений на полиплоидизацию: у проса тетраплоидные формы содержали меньше хлорофилла, чем исходные диплоидные; у гречихи и ячменя изменения в количестве пигментов не произошли (Никольский и др., 1969). Химерные растения капусты и их потомство содержали несколько больше пигментов, чем исходные формы (Глущенко и др., 1966). Высокая фотосинтетическая способность растений с махровыми цветками и соцветиями (рудбекия, петуния, цинния и др.) сочеталась с повышенным содержанием пигментов (Балагезян, 1969).

Содержание пигментов пластид изучали у растений, имеющих пурпурнолистные формы, и у листьев с осенней раскраской. Показано, что проростки антоциансодержащего сорта ржи и листья растений, образующих весной и осенью антоцианы, отличаются высоким уровнем содержания как хлорофиллов, так и каротиноидов (Арешидзе, 1963а, б; Станко, Закман, 1964; Закман, Станко, 1969; Семкина, 1969а, б; 1974). Однако в листьях некоторых краснолистных и золотолистных форм деревьев хлорофилла обнаружено меньше, чем в зеленых (Вакула, 1962, 1968; Чрелашвили, Гугушвили, 1966).

Пигментно-белково-липоидный комплекс растений в различных условиях внешней среды

Довольно часто для оценки реакции фотосинтетического аппарата растений на различные воздействия используется состояние пигментов в живой пластиде. Любименко (1921, 1923) первым вполне определенно высказал мысль о связи хлорофилла с белком. В сводках Е. Р. Гюббенет (1951), Т. Н. Годнева (1963) и А. А. Шлыка (1965) имеется подробная история исследования этого вопроса. В настоящем обзоре представлены только работы, интересующие нас в экологическом плане.

Показано, что прочность хлорофилл-белково-липоидного комплекса выше у растений, находящихся в благоприятных для роста и развития условиях освещения (Баврина, 1966а, б, 1970а, б; Попов, Бакърджиева, 1966; Попов, Дилова, 1971; Бажанова и др., 1967).

Большая прочность пигментного комплекса прямо связывается с холодоустойчивостью многих культурных растений — картофеля, пшеницы, многолетних трав (Гладышева, Есауленко, 1968; Мишустина, 1969; Соломоновский, 1969, 1971; Брайон, 1969, 1973; Денисова, Рыбакова, 1970; Шаповал, 1971; Нюппиева, 1971, 1973; Нюппиева, Осипова, 1973; Проценко и др., 1977). Найдена корреляция между большей устойчивостью растений к недостатку влаги в почве и обезвоживанию тканей и прочностью хлорофилл-белково-липоидного комплекса пластид, а также приводятся данные о наличии связи этого показателя с оптимальными условиями минерального питания (Попов, Бакърджиева, 1966; Дорохов, Махаринец, 1969; Кушниренко, Медведева, 1969, 1971; Русько, 1970; Крюкова, 1971).

Большая работа по изучению изменений состояния пигментов пластид в онтогенезе растений была проделана Масловой (1957). Показано, что в процессе индивидуального развития растений в листьях изменяется прочность связи хлорофилла с липопротеидами. С момента распускания листьев до их полного

развития прочность комплекса возрастает, а затем ослабевает при старении. Аналогичные выводы сделаны для ряда растений на Крайнем Севере (Закман и др., 1970; Лукьянова и др., 1973, 1975). Кроме того, отмечено, что физиологическое состояние (степень подготовленности к перезимовке) определяет различие в состоянии пигментной системы местных и интродуцированных растений — у последних прочность пигментного комплекса осенью оставалась высокой, листья не опадали до снежного покрова и повреждались осенними морозами.

На хвойных растениях Карелии было показано, что их пигментная система обладает способностью приспосабливаться к изменению условий. Прочность пигментно-белково-липоидного комплекса в хвое ели весной с увеличением интенсивности и продолжительности освещения снижается, осенью же преобладают формы пигментов, прочно связанные с белками и липоидами (Цaрегородцева, 1968, 1969, 1970, 1971; Царегородцева, Новицкая, 1970а, б; 1973а, б). Изучение состояния хлорофилла в листьях растений различного систематического положения и эволюционного уровня были начаты Т. Н. Годневым и О. П. Осиповой (1947) и затем продолжены О. П. Осиповой (1947, 1957). Оказалось, что извлекаемость хлорофилла из зеленых органов споровых растений (лишайников, хвощей, папоротников) более высокая, чем из листьев семенных растений. В уже упоминавшейся работе Масловой (1957) изучено состояние хлорофилл-белково-липоидного комплекса в листьях 35 видов растений и показано, что древние в эволюционном отношении виды голосемянных и покрытосемянных растений имеют менее прочную связь хлорофилла с липопротеидами, чем эволюционно более молодые виды. Аналогичные данные получены для растений разного систематического положения по извлекаемости хлорофилла из листьев в связи с активностью хлорофиллазы (Власенок и др., 1970).

Таким образом, прочность пигментного комплекса может в определенной степени быть показателем как физиологического состояния растений, так и их природы; кроме того, этот показатель может изменяться и при перенесении растений в новые условия существования (Черноморский, Мухина, 1961).

Представленный обзор, вероятно, не исчерпывает всей многочисленной литературы по изучению пигментной системы растений в экологическом плане. Мы стремились привлечь внимание исследователей к интереснейшему вопросу — реакции фотосинтетического аппарата растений на воздействие самых различных факторов — и облегчить работу для тех из них, кто захотел бы продолжить это изучение.

А. А. Шлык (1965, 1970) считает, что исследования, посвященные изучению свойств пигментов в живой пластиде, могут дать много ценного для понимания тех закономерностей, которые определяют поведение растений в различных условиях внешней среды.

Как видно из изложенного, существуют достаточно разноречивые сведения о накоплении пигментов пластид в ассимилирующих органах растений в различных естественных условиях местообитаний, а также в лабораторных опытах в зависимости от того или иного фактора.

Необходимо отметить, что в ряде случаев эти расхождения связаны со способами расчета содержания пигментов (на вес, на площадь листа, на количество хлоропластов, на единицу содержания углеводов и т. п.), что естественно затрудняет или даже делает невозможным сравнение и обсуждение данных разных исследователей.

В обзоре мы совсем не затрагивали вопроса о методах изучения пигментов пластид, это очень увеличило бы объем работы и должно составить предмет отдельного обсуждения.

Несмотря на указанные трудности, многочисленность исследований пигментного комплекса растений свидетельствует о значительном интересе к рассматриваемому вопросу. По мнению В. Л. Вознесенского (1974), эколого-физиологическая характеристика растений наряду с газообменом должна включать и детальное изучение таких показателей ассимиляционного аппарата, как количество и набор пигментов. Е. Г. Судьина (1962) считает, что изучение фотосинтеза и состояния хлорофилла и их взаимосвязи с наследственной природой растений, со всеми процессами, протекающими в организме, с условиями внеш-

ней среды, поможет конкретизировать способы повышения продуктивности растений. И. А. Чернавина (1967) пишет, что так как накопление органического вещества и химической энергии в процессе фотосинтеза непосредственно и тесно связано с деятельностью фотосинтетического аппарата, то все используемые в практике сельского хозяйства приемы и методы должны быть направлены в первую очередь на поддержание оптимальных условий для формирования пигментной системы.

Таким образом, факт лабильности пигментного комплекса зеленых растений не подлежит сомнению, причем наличие коррелятивной зависимости с целым рядом внешних воздействий подтверждено исследованиями как в естественных условиях жизнедеятельности растений, так и в условиях экспериментов, поставленных в лаборатории. Обнаруженная в ряде случаев противоречивость полученных разными исследователями результатов свидетельствует о сложности и многообразии функций пигментной системы растений и о необходимости продолжения работ эколого-физиологического направления на более высоком теоретическом и методическом уровнях.

В заключение пользуюсь возможностью выразить искреннюю благодарность Т. Г. Масловой и И. А. Поповой за ценные советы и помощь при написании и подготовке к опубликованию настоящего обзора.

ЛИТЕРАТУРА

Аракелян Г. В. (1965). Содержание зеленых пигментов у различных по морозостойкости абрикосов в условиях Армении. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 18, 9. — Арешидзе И. В. (1963а). Изучение пигментов и фотосинтеза в антоцианобразующих растениях. В кн.: Физиолого-биохимические основы повышения продуктивности растений. Киев, Наукова думка. — Арешидзе И. В. (1963б). Пигменты и фотосинтез некоторых антоциансодержащих растений. Автореф. канд. дис. Одесса. — Баврина Т. В. (1966а). Влияние длительной темноты на пигментный аппарат нейтральных, длиннодневных и короткодневных видов. ДАН СССР, 167, 2. — Баврина Т. В. (1966б). Влияние длины дня на хлорофилл-белково-липоидный комплекс растений. Физиол. раст., 13,4. — Баврина Т. В. (1970а). Влияние длины дня на фотохимическую активность хлоропластов листьев растений разных фотопериодических групп. ДАН СССР, 192, 2. — Баврина Т. В. (1970б). Изменение в содержании пластидных пигментов в связи с фотопериодизмом и онтогенезом растений. В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Бажанова Н. В., Гаспарян О. Б., Оганесян Дж. А. (1967). Некоторые данные, характеризующие пигментный аппарат проростков кукурузы, выращенной в камере искусственного климата. Сообщ. Инст. агрохим. проблем и гидропоники АН АрмССР, 7. — Бажанова Н. В., Геворкян А. Г. (1970). О влиянии длинноволновой ультрафиолетовой радиации на соотношение и превращение пластидных пигментов у высокогорных растений. ДАН АрмССР, 50, 2 — Бажанова Н. В., Геворкян А. Г., Оганесян Дж. А. (1968). Динамика накопления и соотношения пигментов в растениях субальпийской и альпийской зон высокогорий Армении. Биол. ж. Армении, 21, 10. — Балагезян Н. В. (1969). О различии в фотосинтетической активности и содержании пластидных пигментов листьев растений с махровыми и нормальными цветами. Деп. Биол. ж. Армении. — Брайон А. Ф. (1969). Влияние длительных оттепелей на состояние и некоторые свойства пластидного аппарата зимующих растений. В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, Наукова думка. — Брайон О. В. (1973). К вопросу о количестве пластидных пигментов в коре побегов древесных растений. Вестн. Киев. гос. унив., сер. биол., 15. — Бухарин П. Д. (1961). Каротин интродуцированных растений в связи с вертикальной зональностью. ДАН СССР, 136, 4. — Вакула В. С. (1962). Сезонная динамика накопления хлорофилла в листьях некоторых декоративных форм древесных растений. Бюл. ГБС, 46. — Вакула В. С. (1968). Влияние света на окраску листьев декоративных растений. Бюл. ГБС, 68. — Власенок Л. И., Врубель С. В., Акулович Е. М. (1970). О возможности артефактов при экстракции зеленых листьев водным ацетоном. В кн.: Метаболизм и строение фотосинт. аппарата. Минск, Наука и техника. — Вознесенский В. Л. (1974). Интенсивность, динамика и адаптационные возможности углекислотного газообмена растений жарких пустынь (на примере Юго-Восточных Каракумов). Автореф. докт. дис. Л. — Восканян В. Е. (1967). Динамика содержания пластидных пигментов в листьях альпийского пояса горы Арагац. В кн.: Проблемы ботаники, 9. Фрунзе, Илим. — Гирс Г. И. (1971). Изменение содержания пигментов в хвое лиственницы сибирской в связи с высотной зональностью. Экология, 5. — Гладышева О. М., Есауленко Г. П. (1968). Состояние хлорофилл-белково-липоидного комплекса в листьях яровой пшеницы. Изв. АН КазССР, сер. биол., 1. — Глущенко И. Е., Соколова Л. К., Кружилин А. С., Шведская З. М. (1966). Изменения пигментного состава у химерных растений капусты и их семенных потомств. С.-х. биол., 1, 2. — Годнев Т. Н. (1963). Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск, Изд. АН БССР. — Годнев Т. Н., Кахнович Л. В. (1962). Влияние добавочной коротковолновой радиации на содержание пигмен-

тов у некоторых растений. В кн.: Физиол. древесн. раст. М., Изд. АН СССР. — Годнев Т. Н., Осипова О. П. (1947). О природе связи хлорофилла и белка в хлоропластах. ДАН СССР, 57, 2. — Гортикова Н. Н. (1950). Активность ферментов и содержание пигментов пластид у растений Заполярья. Тр. БИН, сер. 4 (эксп. бот.), 7. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л., Изд. ЛГУ. — Гюббенет Е. Р. (1951). Растение и хлорофилл, М.; Л., Изд. АН СССР. — Джангалиев А. Д., Уваров Ю. П. (1966). Содержание хлорофилла в листьях яблонь в зависимости от условий их произрастания. Изв. АН КазССР, сер. биол., 5. — Денисова Р. Р., Рыбакова М. И. (1970). Об изменении прочности связи пигментов с белком у озимых в процессе перезимовки. Тр. НИИ с.-х. центр. р-ов Нечерноз. зоны, 2, 25. — Дорохов Б. Л., Махаринец С. Н. (1969). Состояние хлорофилл-белково-липоидного комплекса в листьях озимой пшеницы при различных условиях минерального питания. Изв. АН МССР, сер. биол. и хим., 6. — Дубров А. П. (1963). Действие ультрафиолетовой радиации на растения. М., Изд. АН СССР. — Егоров А. Д. (1954). Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., Изд. АН СССР. — Ефимов М. В., Харлова М. Г. (1968). Особенности пигментной системы растений в условиях Забайкалья. Тез. докл. III конф. биохим. и физиол. раст. Сибири и ДВ. Иркутск, Изд. СО АН СССР. — Ефимов М. В., Харлова М. Г. (1971). Соотношение между хлорофиллами а и б в растениях Бурятии. Информ. бюл. Инст. физиол. и биохим. раст. СО АН СССР, 8. — Закман Л. М. (1969). Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях местных и интродуцированных растений за Полярным кругом. Бот. ж., 54, 8. — Закман Л. М., Рыжова Е. Ф., Денисова Г. А., Леонтьева Л. М. (1970). Динамика свойств пигментов пластид в листьях некоторых местных и интродуцированных растений Хибин. Природа и хозяйство Севера, 2, 1. Апатиты, Изд. АН СССР и ВГО СССР. — Закман Л. М., Станко С. А. (1969). Роль антоцианов в процессе приспособления растений к условиям Заполярья. В кн.: Бот. исслед. за Полярным кругом. Апатиты, Изд. Кольск. фил. АН СССР. — Карпилов Ю. С., Маслова Н. Ф., Руссу Л. П. (1969). Особенности пигментного состава листьев и фотосинтеза в зависимости от происхождения и скороспелости сортов. В кн.: Физиол. и биохимия сорта. Иркутск, Изд. СО АН СССР. — Кахнович Л. В., Ракицкая Т. В. (1973). Содержание пигментов в листьях растений различных экологических групп. Тез. докл. III делегат. собр. ББО. Минск, Наука и техника. — Крюкова Е. В. (1971). Изменение содержания хлорофилла в листьях озимой пшеницы в зависимости от водного режима. В кн.: Водный режим культ. раст. Кишинев, Штиинца. — Куликов Г. В., Иванцова З. В. (1977). Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму. Бот. ж., 62, 7.— Кушниренко М. Д., Медведева Т. Н. (1969). Зависимость водоудерживающей способности и содержания пигментов в листьях плодовых растений от условий увлажнения. В кн.: Водный режим с.-х. раст. М., Наука. — Кушниренко М. Д., Медведева Т. Н. (1971). Роль зеленых пластид в упорядочении воды в листьях растений различной устойчивости к засухе. В кн.: Водный режим культ. раст. Кишинев, Штиинца. — Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Рыжова Е. Ф. (1975). О сезонных изменениях состояния пигментного комплекса листьев некоторых древесных и кустарниковых растений в условиях Заполярья. В кн.: Естественная среда и биол. ресурсы Крайнего Севера. Л., Изд. ВГО СССР. — Лукьянова Л. М., Денисова Г. А., Леонтьева Л. М. (1973). О состоянии пигментов пластид в листьях местной и интродуцированных на Полярный Север рябин. В кн.: Изучение ботан. и почв. ресурсов Мурманск. обл. Апатиты, Изд. Кольск. фил. АН СССР. — Любименко В. Н. (1910). Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза. Тр. СПб. общ. естествоисп., сер. бот., 41. — Любименко В. Н. (1916). О превращении пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. АН СПб., сер. VIII, 33, 1. — Любименко В. Н. (1921). Исследование пигментов пластид. I. Дневн. I Всес. съезда русск. бот. в Петрограде. — Любименко В. Н. (1923). Исследование пигментов пластид. II. Изв. АН СССР, сер. VI, 17. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л., Сельхозгиз. — Маслова Т. Г. (1957). Изучение состояния хлорофилл-белково-липоидного комплекса в листьях в зависимости от индивидуального развития и систематического положения растений. Автореф. канд. дис. Л. — Маслова Т. Г. (1958). К вопросу о состоянии хлорофилла в пластидах зеленых растений. Бот. ж., 43, 1. — Мишустина П. С. (1969). Пигментный комплекс в онтогенезе разных сортов кукурузы и холодостойкость растений. В кн.: Физиол. и биохимия сорта. Иркутск, Изд. СО АН СССР. — Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И. (1974). Динамика хлоропластов в листьях картофеля. Физиол. раст., 21, 6. — Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И., Бубунова Е. А., Кобелева И. В. (1973). Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа. Физиол. раст., 20, 6. — Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И., Федосеева Г. П., Некрасова Г. Ф., Борзенкова Р. А., Назаров С. К. (1973). Структурная и функциональная динамика листа в онтогенезе. В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза. 3. Свердловск, Изд. МВ и ССО РСФСР. — Наабер Л. Х., Фазылова С. (1968). О хлорофилле в листьях пустынных растений. Узб. биол. ж., 3. — Наринян С. Г., Делла-Росса Р. Г., Восканян В. Е. (1965). О влиянии ультрафиолетовой радиации на рост растений и содержание пигментов пластид в условиях горы Арагац. Изв. АН АрмССР, 18, 2. — Никольский Ю. К., Манкевич О. И., Жебрак Э. А. (1969). Содержание хлорофилла и фотосинтез у тетраплоидных форм. Вестн. АН БССР, сер. биол., 1. — Нюппиева К. А. (1971). Влияние заморозков на состояние пигментов в листьях различных по устойчивости видов картофеля. В кн.: Вопросы зимостойкости растений в Карелии, Учен. зап. ПГУ, 17,

6. — Н ю п п и е в а К. А. (1973). Изменение фотосинтетического аппарата у различных по устойчивости видов картофеля в результате действия заморозков. Автореф. канд. дис. Петрозаводск. — Н ю п п и е в а К. А., О с и п о в а О. П. (1973). Кратковременное действие отрицательных температур на содержание и состояние пигментов в листьях различных по устойчивости видов картофеля. Физиол. раст., 20, 1. — О л л ы к а й н е н А. М. (1969а). О динамике пигментов пластид в листьях некоторых древесных растений в Карелии. Лесоведение, 2. — О л л ы к а й н е н А. М. (1969б). Динамика содержания пигментов в листьях некоторых древесных растений в Карелии. Бюл. ГБС, 74. — О с и п о в а О. П. (1947). Об извлекаемости хлорофилла из зеленых растений. ДАН СССР, 57, 8. — О с и п о в а О. П. (1957). К вопросу о состоянии хлорофилла в хлоропластах. Физиол. раст., 4, 1. — П о п о в К., Б а к ъ р д ж и е в а Н. (1966). Изменения в содержании и состоянии пластидных пигментов при затемнении листьев пшеницы и под влиянием марганца, никеля и меди. Изв. Инст. физиол. раст. «Методий Попов». Бълг. АН, 15. — П о п о в К., Б а к ъ р д ж и е в а Н. (1970). Влияние ультрафиолетового облучения и некоторых микроэлементов на пигменты листьев. Изв. Инст. физиол. раст. «Методий Попов». Бълг. АН, 16. — П о п о в К., Д и л о в а С. (1971). Влияние затемнения на состояние пластидных пигментов в листьях ячменя. Изв. Инст. физиол. раст. «Методий Попов». Бълг. АН, 17. — П о п о в а И. А. (1958). О пигментах листьев памирских растений. Бот. ж., 43, 11. — П о п о в а И. А. (1967). Особенности пигментного комплекса растений Восточного Памира. В кн.: Проблемы ботаники, 9. Фрунзе, Илим. — П р а в д и н Л. Ф., Щ е р б и н а К. Г. (1961). Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения. В кн.: Вопр. лесовед. и лесоводства. Красноярск, Изд. СО АН СССР. — П р о ц е н к о Д. Ф., Е м ч у к В. Г., К о м а р е н к о Н. И. (1977). Устойчивость пигментного комплекса и активность хлорофиллазы как показатель зимостойкости пшеницы. Физиол. и биохим. культ. раст., 9.3. — Р а б и н о в и ч Е. (1951). Фотосинтез. 1. М., ИЛ. — Р у с ь к о О. М. (1970). Влияние микроэлементов молибдена, хрома, цинка на прочность связи хлорофилл-белково-липоидного комплекса в листьях винограда. Вестн. Киев. гос. унив., сер. биол., 12. — С а и д о в А. С., С а а к о в В. С. (1967). Сезонная динамика и отношение хлорофиллов у растений различного географического происхождения. — В кн.: Материалы к конфер. молод. спец. бот. садов СССР. М.—Донецк, Изд. СБС СССР и ГБС СССР. — С е м к и н а Л. А. (1969а). Содержание пигментов в листьях пурпурнолистных деревьев. Бюл. ГБС, 72. — С е м к и н а Л. А. (1969б). Динамика накопления пигментов в различающихся по окраске листьях барбариса обыкновенного. Тр. Инст. экол. раст. и животн. УФ АН СССР, 64. — С е м к и н а Л. А. (1974). О физиологической роли антоциановых пигментов в пурпурнолистных растениях. В кн.: Проблемы физиол. и биохим. древесн. раст. Красноярск, Изд. СО АН СССР. — С о л о м о н о в с к и й Л. Я. (1969). Ответные защитные реакции при обратимых повреждениях холодом. В кн.: Устойч. раст. к низким полож. температ. и заморозк. и пути ее повышения. М., Наука. — С о л о м о н о в с к и й Л. Я. (1971). К вопросу о некоторых физиологических механизмах адаптации кукурузы к действию пониженных температур. Информ. бюл. Инст. физиол. и биохим. раст. СО АН СССР. Иркутск, Изд. СО АН СССР. — С т а н к о С. А., З а к м а н Л. М. (1964). К вопросу о физиологической роли антоцианов в растениях. Бот. ж., 49, 3. — С у д ь и н а Е. Г. (1962). Фотосинтез — основа жизни. Киев, Изд. АН УССР. — Т в е р к и н а Н. Д. (1959). Пигменты годичных побегов виноградной лозы. Докл. и сообщ. Ужгородск. унив., сер. биол., 3. — Х е ц у р и а н и Л. Д. (1970). К изучению пигментов некоторых растений Центрального Кавказа. В кн.: Тр. молод. научн. работн. Инст. бот. АН ГССР. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О. (1968). О состоянии хлорофилл-белково-липоидного комплекса ели в зимних условиях. Тез. Конфер. молодых биол. Карелии. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О. (1969). Хлорофилл-белково-липоидный комплекс хвои ели в зависимости от условий светового режима. Тез. Всес. совещ. по вопр. питания древесн. раст. и повыш. продукт. насаждений. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О. (1970). Сезонные изменения состояния пигментной системы хвойных растений в условиях Карелии и их зависимость от некоторых внутренних и внешних факторов среды. Автореф. канд. дис. Петрозаводск. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О. (1971). О роли пигментов в приспособлении хвойных растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск. Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О., Н о в и ц к а я Ю. Е. (1970а). Сезонные изменения состояния хлорофилл-белкового комплекса ели в зависимости от условий минерального питания. Лесоведение, 4. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О., Н о в и ц к а я Ю. Е. (1970б). Устойчивость хлорофилл-белкового комплекса ели в зимних условиях Севера. Биол. науки, 7. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О., Н о в и ц к а я Ю. Е. (1973а). О состоянии пигментов в почках хвойных растений в зимне-весенний период. Физиол. раст., 20, 5. — Ц а р е г о р о д ц е в а С. О., Н о в и ц к а я Ю. Е. (1973б). Влияние условий освещения на содержание и состояние пигментов в почках ели. Лесной ж., 4. — Ц е л ь н и к е р Ю. Л. (1977). Регуляция процессов газообмена CO_2 и морфогенеза у саженцев лесных деревьев при затенении. Физиол. раст., 24, 1. — Ц е л ь н и к е р Ю. Л. (1978). Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., Наука. — Ц е л ь н и к е р Ю. Л., М а л к и н а И. С., К н я з е в а Ю. Ф. (1971). Реакция фотосинтетического аппарата клена остролистного на изменение режима освещения. Физиол. раст., 18, 6. — Ч а н и ш в и л и И. К. (1969). Сезонное изменение содержания пигментов в листьях цитрусовых. Субтроп. культуры, 1. — Ч е р н а в и н а И. А. (1967). О некоторых закономерностях биосинтеза хлорофилла у высших растений. С.-х. биология, 11, 4. — Ч е р н е н к о Е. С. (1950). Содержание хлорофилла в листьях яблони и капусты сортов различной скороспелости. ДАН СССР, 73, 2. — Ч е р н о м о р с к и й С. А., М у-

хина В. А. (1961). Состояние хлорофилла в листьях растений в связи с их географическим происхождением. Бот. ж., 46, 5. — Чрелашвили М. Н. (1971). Влияние высотного фактора на интенсивность фотосинтеза и содержание пластидных пигментов в растениях. Тез. докл. V Всес. совещ. по вопр. изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий. Л.—Баку, Изд. АН СССР и ВБО. — Чрелашвили М. Н., Гугушвили Н. (1966). Влияние антоциана на фотосинтез и устойчивость хлорофилла. Вестн. Груз. бот. общ., 3. — Шайдуров В. С. (1967). О пластидных пигментах и фотосинтезе растений субнивального пояса горы Арагац. В кн.: Пробл. бот., 9. Фрунзе, Илим. — Шайдуров В. С., Восканян В. Е. (1966). Содержание пластидных пигментов в листьях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. Биол. ж. Армении, 19, 9. — Шайдуров В. С., Наринян С. Г. (1967). Об использовании солнечной энергии высокогорными растениями Арагаца. Биол. ж. Армении, 20, 7. — Шаповал О. И. (1971). Особенности связи хлорофилла с белком у закаленных растений озимых культур зимой. ДАН УССР, сер. Б, 10. — Шкутко Н. В., Чаховский А. А. (1968). О некоторых физиологических особенностях хвойных экзотов. В кн.: Ботаника, 10. Минск, Наука и техника. — Шкутко Н. В., Чаховский А. А. (1970). О некоторых физиологических особенностях растений в связи с их интродукцией. Вестн. АН БССР, сер. биол., 6. — Шлык А. А. (1965). Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, Наука и техника. — Шлык А. А. (1970). Метаболические превращения и состояние пигментного аппарата фотосинтеза. В кн.: Метаболизм и строение фотосинт. аппарата. Минск, Наука и техника. — Berg A. (1975). Pigment structure of vascular plants, mosses and lichens of Hardandervidda, Norway. In: Fennoscandian tundra ecosystems, 1. — Black C. C., Mayne B. C. (1970). P_{700}-activity and chlorophyll content of plants with different photosynthetic carbon dioxide fixation cycles. Plant Physiol., 45, 6. — Neamtu G., Vicol E., Bodea C. (1968). Untersuchungen über die Farbstoffe endemischer Pflanzen. IV. Die Carotinoidfarbstoffe der Blüten einiger endemischer Pflanzen aus den hoheren Lagen der Karpaten. Rev. Roumaine Biochim., 5, 3. — Tieszen L. L. (1970). Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses. Amer. Midl. Natur., 83. — Tieszen L. L., Bonde E. K. (1967). The influence of light intensity on growth and chlorophyll in arctic, subarctic and alpine populations of *Deschampsia caespitosa* and *Trisetum spicatum*. Univ. Colo Stud. ser. biol., 25. — Tieszen L. L., Johnson P. L. (1968). Pigment structure of some arctic tundra communities. Ecology, 49. 2. — Willstätter R., Stoll A. (1918). Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensaure. Berlin.

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт,
Кировск.

Получено 16 I 1978.

SUMMARY

The second part of the review deals with the characteristics of the pigment system of plants of diverse origin and ecological environments. The data on the dependence of plastid pigment content upon the evolutionary state of plants are presented. The results of the investigations of the effect of environmental factors upon the pigment-protein-lipoid leaf complex are considered.

УДК 576.1 : 581.41 : 582.931

Е. В. Николаев

МОРФОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА *FRAXINUS (OLEACEAE)*

E. V. NIKOLAEV. MORPHOGENESIS AND EVOLUTION OF THE GENUS *FRAXINUS* (*OLEACEAE*)

На основании изучения годичных побегов представителей рода *Fraxinus* разработана система структурной организации многолетнего растения, дана математическая интерпретация закономерностей развития описанных типов систем рода и его гипотетических предков, рассмотрены причины ярко выраженных габитуальных различий представителей подродов *Ornus* и *Fraxinus*. Обосновывается точка зрения автора на генезис рода и предлагаются гипотезы, объясняющие возникновение верхушечных и боковых соцветий, а также однолетних и двулетних жизненных форм.

> Эволюция как процесс, как движение происходит, как и все в природе, по законам диалектики, в результате борьбы противоположностей. Борьбы программированной тенденции эволюции и тенденции адаптивной. Изменчивость, развертывающаяся по закону гомологических рядов, идет навстречу адаптациям, возникающим при взаимодействии организмов с абиотической и биотической средой под контролем естественного отбора. Относительная стабилизация эволюции . . . при отборе . . . создается благодаря изоляции, биологическим нишам, которые в конце концов каждый вид занимает в своем становлении и распространении.
>
> Ан. А. Федоров (1980).

Классификация годичных побегов представителей рода *Fraxinus* и его гипотетических предков

Большое значение изучения морфологического и функционального разнообразия годичных побегов многолетнего растения подчеркивал И. Г. Серебряков (1952). Он заложил основы представлений о теле многолетнего растения как о системе последовательно образующихся годичных побегов, которые являются ее четкими структурными элементами. Плодотворность такого подхода подтвердилась в процессе нашей работы по изучению представителей рода *Fraxinus*. Работа проводилась по гербарным образцам и в природе.

В зависимости от строения и выполняемых функций годичные побеги рода и его гипотетических предков можно разделить на три основные группы:

1) вегетативные — несут листья и почки (рис. 1, $А_1$—$Г_1$);

2) вегетативно-репродуктивные — несут листья, почки и одиночные, не собранные в соцветия цветки (рис. 1, $Д_1$, $Е_1$);

3) репродуктивные — несут многочисленные цветки, листья (не у всех типов) и прицветные чешуи (как правило, опадающие) (рис. 1, $Ж_1$).

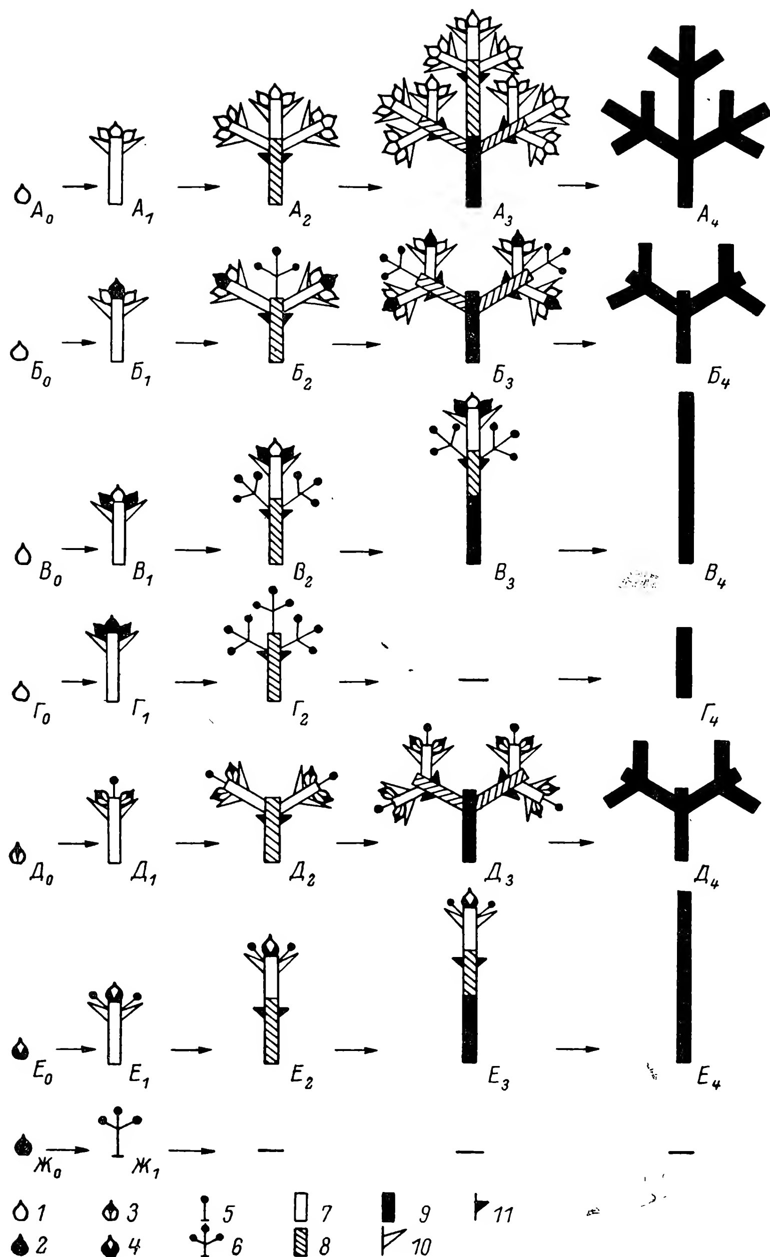


Рис. 1. Типы годичных побегов представителей рода *Fraxinus* (и его гипотетических предков) и соответствующие им типы подсистем в развитии.

1 ($А_0$—$Г_0$) — почка, меристема которой образует вегетативный годичный побег; *2* ($Ж_0$) — почка, меристема которой образует репродуктивный годичный побег; *3* ($Д_0$) — почка, меристема которой образует вегетативно-репродуктивный годичный побег (с цветком вместо верхушечной почки и почками в пазухах листьев); *4* ($Е_0$) — почка, меристема которой образует вегетативно-репродуктивный годичный побег (с одиночными цветками в пазухах листьев и верхушечной почкой); *5* — цветок; *6* — соцветие (репродуктивный годичный побег); *7* — стебель вегетативного и вегетативно-репродуктивного годичного побега; *8* — стебель вегетативного и вегетативно-репродуктивного годичного побега на второй год развития; *9* — стебель вегетативного и вегетативно-репродуктивного годичного побега на третий год развития; *10* — лист; *11* — основание листа, остающееся после опадения листа; $А_1$—$Г_1$ — типы вегетативных годичных побегов (тип *Г* — гипотетический); $Д_1$, $Е_1$ — типы вегетативно-репродуктивных годичных побегов (гипотетические); $Ж_1$ — репродуктивный годичный побег; ряды *А*, *Б*, *В* и т. д. представляют собой схемы, иллюстрирующие последовательные этапы развития подсистем различных типов, где каждый член ряда (например, $А_1$, $А_2$, $А_3$ и т. д.) характеризует строение соответствующего типа подсистемы в данный конкретный момент ее развития; $А_4$—$Е_4$ — схемы типов ветвления подсистем.

Выделенные группы вегетативных и вегетативно-репродуктивных годичных побегов мы подразделяем на типы и подтипы, что обусловлено функциональной специализацией верхушечной и пазушных апикальных меристем годичного побега (типы) и числом элементов мутовки (подтипы). Необходимо отметить, что годичные побеги типов А, Б, В и Ж функционируют у современных представителей рода, а типов Г, Д и Е являются гипотетическими, их реконструкция потребовалась нам для объяснения некоторых предположений, касающихся эволюции рода.

1. Вегетативные годичные побеги

Т и п А (рис. 1, A_1) — верхушечная и пазушные меристемы годичного побега образуют вегетативные годичные побеги. Это единственный тип годичного побега, функционирующий у всех без исключения видов рода (и, вероятно, у его гипотетических предков) до их вступления в репродуктивную фазу онтогенеза. В репродуктивной фазе онтогенеза побеги данного типа функционируют наряду с побегами других типов. Следствием дальнейшего развития годичного побега по типу А является моноподиальный тип ветвления (рис. 1, A_4).

Т и п Б (рис. 1, $Б_1$) — верхушечная меристема годичного побега образует репродуктивный годичный побег, а пазушные меристемы образуют вегетативные годичные побеги. Данный тип годичного побега характеризует второй, репродуктивный этап в онтогенезе всех видов подрода *Ornus* (Boehm.) Peterm. Следствием дальнейшего развития годичного побега по типу Б является симподиальный тип ветвления (рис. 1, $Б_4$).

Т и п В (рис. 1, $В_1$) — верхушечная меристема годичного побега образует вегетативный годичный побег, а пазушные меристемы образуют репродуктивные годичные побеги. Данный тип годичного побега характеризует второй, репродуктивный этап в онтогенезе всех видов подрода *Fraxinus*. Следствием дальнейшего развития годичного побега по типу В является моноподиальный с редукцией боковых осей тип ветвления (рис. 1, $В_4$).

П о д т и п $В_м$ — структурные элементы годичного побега располагаются накрест супротивно, что является характерным для всех таксонов рода, за исключением подсекции *Racemosae* E. Nikolaev.

П о д т и п $В_к$ — структурные элементы годичного побега располагаются по три в мутовке, что характерно только для видов подсекции *Racemosae* и, как правило, только в репродуктивной фазе онтогенеза.

Т и п Г — гипотетический (рис. 1, $Г_1$) — верхушечная и пазушные меристемы годичного побега образуют репродуктивные годичные побеги. Данный тип годичного побега характеризует второй, репродуктивный этап в онтогенезе первого, непосредственного, общего подродам *Ornus* и *Fraxinus* гипотетического предка. Возможность существования такого типа в прошлом подтверждается фактом из области тератологии. Так, нами в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР был обнаружен гербарный образец типичного *F. excelsior* L., у которого на побеге прошлого года имелись как боковые репродуктивные годичные побеги, что является нормой для данного вида, так и верхушечный — аномалия (рис. 1, $Г_2$).

2. Вегетативно-репродуктивные годичные побеги

Т и п Д — гипотетический (рис. 1, $Д_1$) — место верхушечной меристемы годичного побега занимает цветок, пазушные меристемы образуют вегетативно-репродуктивные годичные побеги. Данный тип годичного побега характеризует второй, репродуктивный этап в онтогенезе растений, которые являются предками типа Г. Следствием дальнейшего развития годичного побега по типу Д является симподиальный тип ветвления (рис. 1, $Д_4$).

Т и п Е — гипотетический (рис. 1, $Е_1$) — верхушечная меристема годичного побега образует вегетативно-репродуктивный годичный побег, места пазушных меристем занимают одиночные цветки. Данный тип годичного побега характеризует второй, репродуктивный этап в онтогенезе растений, являющихся предками типа Г. Следствием дальнейшего развития годичного побега по типу Е явля-

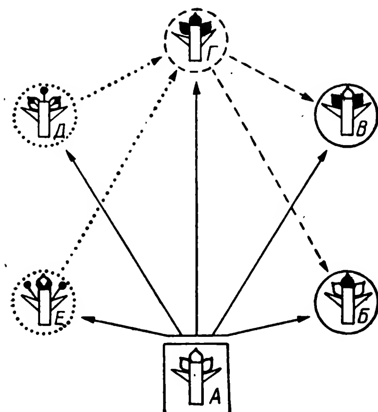


Рис. 2. Филогенетические связи различных типов годичных побегов.

А—Е — то же, что и на рис. 1.

ется моноподиальный с редукцией боковых осей тип ветвления (рис. 1, E_4).

Типы годичных побегов Д и Е представляют собой две параллельные линии эволюции, современными аналогами которых являются типы Б и В. И если бы возможно было присваивать таксономические ранги гипотетическим группам растений, то растения с годичными побегами типов Д и Е заслужили бы ранг подродов (одного гипотетического рода X), а с побегами типа Г — ранг рода.

Филогенетические связи различных типов годичных побегов показаны на рис. 2. Возможные механизмы эволюции одних типов в другие описываются в следующем разделе.

Подсистемы, образуемые различными типами годичных побегов, закономерности их развития и эволюция

На рис. 1 приведены схемы, иллюстрирующие те морфологические преобразования, которые происходят с годичными побегами разных типов в процессе их дальнейшего развития. Каждый тип годичного побега (исключением являются годичные побеги репродуктивной группы, жизнь которых заканчивается

ТАБЛИЦА 1

Математическая интерпретация закономерностей развития различных типов подсистем

Типы подсистем			Структурные элементы подсистем				
			C_a	F_a	G_a	I_a	Fl_a
Современные	$П_А$		$(2n+1)^{a-1}$	$2n\,(2n+1)^{a-1}$	$(2n+1)\,(2n+1)^{a-1}$	—	—
	$П_Б$		$(2n)^{a-1}$	$2n\,(2n)^{a-1}$	$(2n+1)\,(2n)^{a-1}$	$(2n)^{-1}\,(2n)^{a-1}$	?
	$П_В$	м	1	$2n$	$2n+1$	$2n$	?
		к	1	$3n$	$3n+1$	$3n$	?
Гипотетические	$П_Г$		$C_1=1$	$F_1=2n$	$G_1=2n+1$	$I_1=0$	—
			$C_2=0$	$F_2=0$	$G_2=0$	$I_2=2n+1$	?
			$C_3=0$	$F_3=0$	$G_3=0$	$I_3=0$	—
	$П_Д$		$(2n)^{a-1}$	$2n\,(2n)^{a-1}$	$2n\,(2n)^{a-1}$	—	$(2n)^{a-1}$
	$П_Е$		1	$2n$	1	—	$2n$

Примечание. C (caulis) — вегетативный или вегетативно-репродуктивный годичный побег; F (folium) — лист; G (gemmae) — почка; I (inflorescentiae) — репродуктивный годичный побег; Fl (floris) — цветок; *a* — год, на который производится расчет подсистемы; *n* — число мутовок на стебле исходного годичного побега.

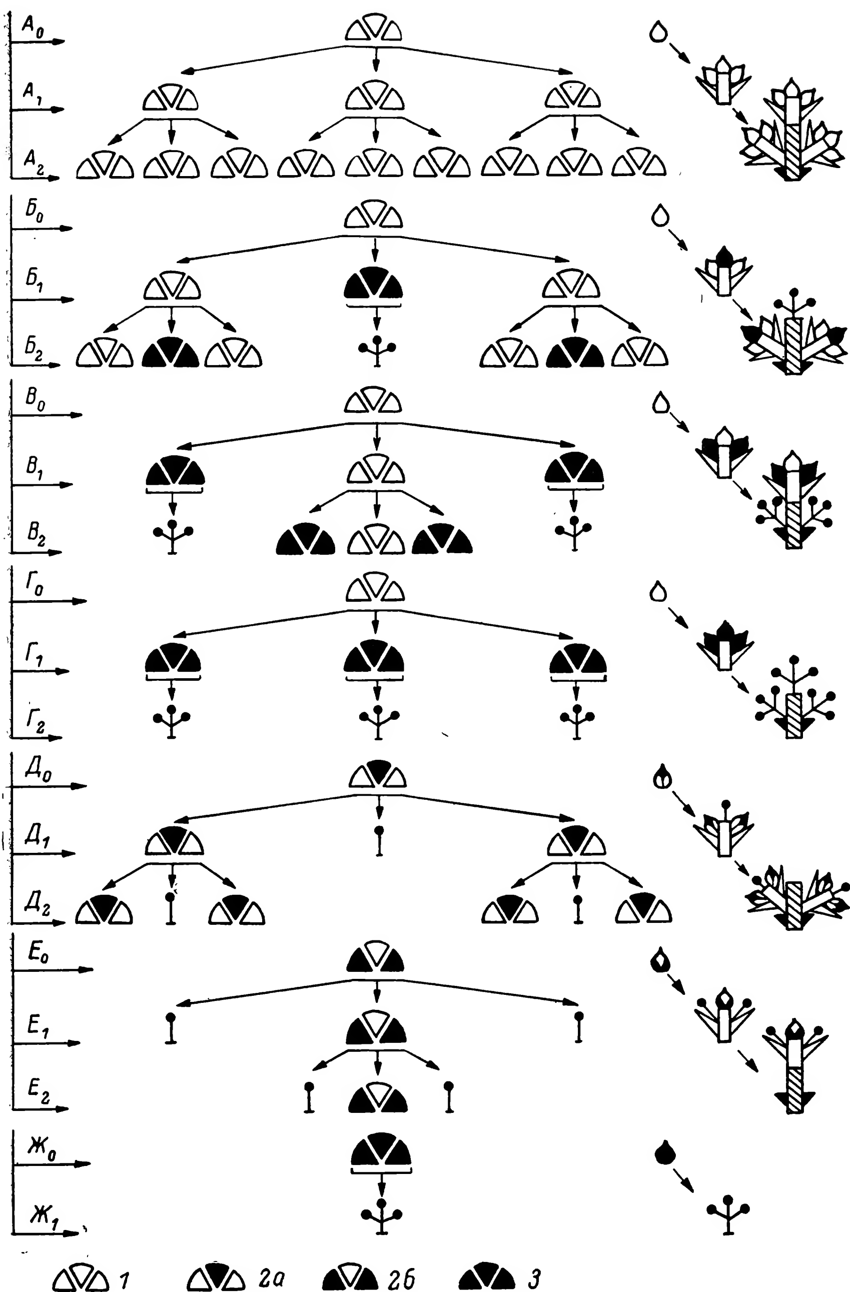


Рис. 3. Схемы дифференциации апикальных меристем, или графическая интерпретация генетических программ, по которым идет образование различных типов подсистем.

1 — вегетативная апикальная меристема; *2а* — вегетативно-репродуктивная апикальная меристема (центральная инициаль — репродуктивная, латеральная — вегетативная); *2б* — вегетативно-репродуктивная апикальная меристема (центральная инициаль — вегетативная, латеральная — репродуктивная); *3* — репродуктивная апикальная меристема; *А*, *Б*, *В*. . . и т. д. — схемы дифференциации апикальных меристем (*слева*) и соответствующие им схемы морфологических структур (*справа*), характеризующие развитие различных типов подсистем; $А_0$, $А_1$. . ., $Б_0$, $Б_1$. . . и т. д. — этапы дифференциации апикальных меристем и соответствующие им морфологические структуры.

в год их возникновения) образует свой, индивидуальный, только для него характерный тип системы, которая эволюционирует в соответствии с только ей, этой системе, присущими закономерностями, выражающимися, во-первых, в определенном типе ветвления (например, у типа А — моноподиальный, у типа Б — симподиальный) и, во-вторых, в определенном числе структурных элементов,[1]

[1] Основными структурными элементами такой системы являются годичные побеги. Каждый годичный побег несет определенное число листьев, почек, цветков, которые также

слагающих систему в каждый конкретный момент ее развития (табл. 1 и 2). Поскольку системой, по Серебрякову (1952), является все тело многолетнего растения, то различные типы систем, образуемые соответствующими типами годичных побегов, мы будем называть подсистемами. Тип подсистемы определяется типом исходного для данной подсистемы годичного побега. Например, подсистема (П) типа А ($П_А$) (рис. 1, ряд *А*) определяется годичным побегом типа А (рис. 1, $А_1$), а подсистема $П_Б$ (рис. 1, ряд *Б*) — годичным побегом типа Б (рис. 1, $Б_1$). Этапы развития всех обсуждаемых типов подсистем показаны на рис. 1 в виде рядов *А*, *Б*, *В* и т. д., где каждый член ряда (например, $А_1$, $А_2$, $А_3$ и т. д.) иллюстрирует строение подсистемы в данный конкретный момент ее развития; структурная организация подсистем различных типов приводится в табл. 3.

Число структурных элементов, слагающих различные типы подсистем, изменяется закономерно. У подсистем $П_А$, $П_Б$ и $П_Д$ (рис. 1, ряды *А*, *Б* и *Д*) оно растет в геометрической прогрессии, у подсистем $П_В$ и $П_Е$ (рис. 1, ряды *В* и *Е*) — постоянно на всех этапах развития. Развитие подсистемы $П_Г$ (рис. 1, ряд *Г*) прекращается на второй год после ее возникновения с образованием репродуктивных годичных побегов (рис. 1, $Г_2$).

Известно, что любой член геометрической прогрессии можно определить по формуле общего члена прогрессии: $a_n=a_1q$, где a_n — n-ый член прогрессии, a_1 — первый член прогрессии, а q — знаменатель прогрессии. В табл. 1 и 2 приведены формулы общих членов для всех упомянутых выше структурных элементов всех

ТАБЛИЦА 2

Математическая интерпретация закономерностей дифференциации апикальных меристем

Типы подсистем		Апикальные меристемы			
		V_a	R_a	VR_a	S_a
Современные	$П_А$	$(2n+1)(2n+1)^{a-1}$	—	—	—
	$П_Б$	$2n(2n)^{a-1}$	$(2n)^{a-1}$	—	?
	$П_В$ м	1	$2n$	—	?
	$П_В$ к	1	$3n$	—	?
Гипотетические	$П_Г$	$V_1=0$	$R_1=2n+1$	—	?
		$V_2=0$	$R_2=0$	—	—
	$П_Д$	—	—	$2n(2n)^{a-1}$	$(2n)^{a-1}$
	$П_Е$	—	—	1	$2n$

Примечание. V — вегетативная апикальная меристема, R — репродуктивная апикальная меристема, VR — вегетативно-репродуктивная апикальная меристема, S — меристема зародыша семени, a и n — то же, что и в табл. 1.

можно рассматривать в качестве структурных элементов системы. С другой стороны, если рассматривать систему как совокупность различных типов апикальных меристем, о чем пойдет речь дальше, то апикальные меристемы тоже будут являться структурными элементами системы.

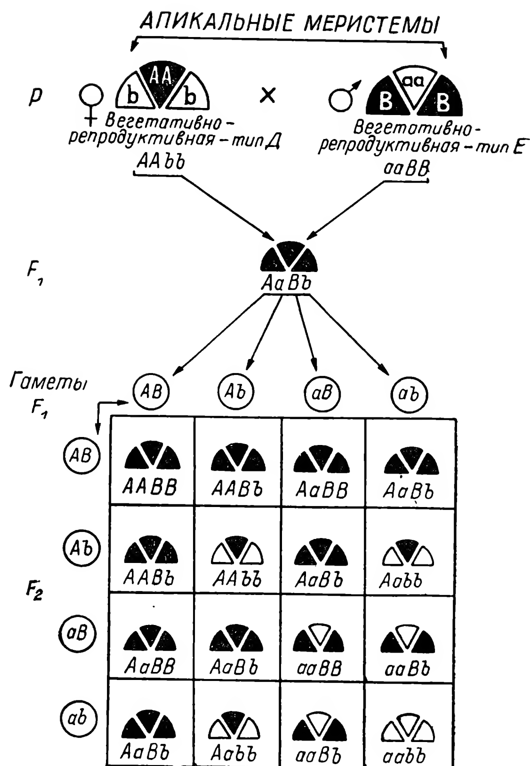


Рис. 4. Гибридный вариант возникновения репродуктивной апикальной меристемы.

типов подсистем. При помощи этих формул мы получаем возможность моделировать состояние всех типов подсистем в любой интересующий нас момент их развития,[2] а это в свою очередь открывает путь для создания математической модели системы многолетнего растения в целом, поскольку последняя представляет собой динамическую совокупность различных типов подсистем (табл. 3).

Эволюцию подсистем можно рассматривать не только с точки зрения строения и закономерностей развития соответствующих морфологических структур (рис. 1, ряды *А—Е*), но и как постоянно идущий с той или иной степенью интенсивности процесс дифференциации апикальных меристем, в результате которого формируются годичные побеги, а следовательно, и подсистемы различных типов. На рис. 3 изображены морфологические структуры (справа), характеризующие развитие различных типов подсистем, и соответствующие им схемы дифференциации апикальных меристем (слева), которые можно рассматривать как графическую интерпретацию генетических программ, по которым идет формирование того или иного типа подсистемы; математическая интерпретация закономерностей дифференциации апикальных меристем (или генетических программ) дана в табл. 2.

Апикальные меристемы на рис. 3 показаны в виде полукруга, разделенного на три сектора. Центральный сектор символизирует центральную инициаль апикальной меристемы, образующую верхушечную апикальную меристему (или одиночный цветок) будущего годичного побега, а два боковых сектора — латеральную инициаль, образующую боковые или пазушные апикальные меристемы (или пазушные цветки) будущего годичного побега. Сектора, окрашенные в черный цвет, представляют репродуктивные инициали апикальной меристемы, неокрашенные — вегетативные. Первые формируют соцветия или одиночные цветки (а в конечном итоге — апикальные меристемы, качественно отличные от апикальных меристем материнского растения), вторые — следующее поколение апикальных меристем, которые в зависимости от типа подсистемы могут быть вегетативными (рис. 3, $А_0$, $Б_0$, $В_0$, $Г_0$), вегетативно-репродуктивными (рис. 3, $Д_0$, $Е_0$) или репродуктивными (рис. 3, $Ж_0$). Число типов апикальных меристем соответствует числу типов годичных побегов. Тип апикальной меристемы обозначается той же буквой, что и тип соответствующего ей (или формируемого ею) годичного побега.

Общим для всех типов апикальных меристем является наличие двух инициалей: центральной и латеральной. Специфичность каждого типа апикальной меристемы определяется функциональной специализацией этих инициалей.

Таким образом, нам известны структурно-функциональная организация и закономерности дифференциации всех перечисленных выше типов апикальных

[2] При составлении формул нами учитывался тот факт, что показатель *n* — величина переменная, т. е. что она эволюционирует в онтогенезе. Не следует, однако, думать, что изменения *n* хаотичны. Есть основания предполагать, что в репродуктивной фазе значение *n* стабилизируется и оно, вероятно, видоспецифично. Для выяснения этого вопроса необходимы дополнительные исследования.

меристем, а следовательно, и то, как на уровне апикальных меристем осуществляется процесс образования различных типов подсистем. Остается выяснить, как подсистемы $П_Д$ и $П_Е$ могли эволюционировать в подсистему $П_Г$, а подсистема $П_Г$ — в подсистемы $П_Б$ и $П_В$.

Эволюция подсистем $П_Д$ и $П_Е$ в подсистему $П_Г$ (существование в прошлом этих типов подсистем мы пока принимаем без каких-либо доказательств) связана с возникновением нового типа апикальной меристемы — репродуктивного (рис. 3, $Ж_0$), который мог образоваться на основании одного или обоих сразу предковых типов вегетативно-репродуктивных апикальных меристем — Д и Е (рис. 3, $Д_0$, $Е_0$).

Генетики в изучении наследования признаков исходят из предположения, что развитие каждого признака определяется отдельным геном. Поэтому предположим (рис. 4), что существует ген А (доминантная аллель), определяющий репродуктивную специализацию центральной инициали апикальной меристемы, и ген *a* (рецессивная аллель), определяющий вегетативную специализацию той же самой инициали; ген В пусть определяет репродуктивную специализацию латеральной инициали, а ген b — вегетативную специализацию той же самой инициали. Тогда генотипы растений с вегетативно-репродуктивными апикальными меристемами типов Д и Е (рис. 3, $Д_0$, $Е_0$) будут соответственно: AAbb (или Aabb) и aaBB (или aaBb); генотипы растений с репродуктивными апикальными меристемами типа Ж (рис. 3, $Ж_0$) — AABB (или AABb, AaBB, AaBb).

Превращение апикальных вегетативно-репродуктивных меристем типов Д и Е в репродуктивную меристему типа Ж могло осуществиться по крайней мере двумя путями: во-первых, в результате генных мутаций и, во-вторых, в результате скрещивания растений с апикальными меристемами типов Д и Е.

В первом случае репродуктивная апикальная меристема могла возникнуть в результате мутации всего лишь одного гена у растения с любым из двух предковых типов вегетативно-репродуктивных апикальных меристем. Мутационный вариант возникновения репродуктивной апикальной меристемы из вегетативно-репродуктивной приведен ниже.

Исходные генотипы	Генотипы мутантов
Растения с апикальными меристемами типа Д	Растения с апикальными меристемами типа Ж
AA**b**b	AA**B**b
Aa**b**b	Aa**B**b
Растения с апикальными меристемами типа Е	
aaBB	**A**aBB
aaBb	**A**aBb

Примечание. Жирным шрифтом выделены мутирующие гены.

Последующее самоопыление любого из полученных мутантов приводит к образованию растений с генотипом AABB, т. е. гомозиготных по всем доминантным признакам.

Во втором случае для возникновения растений с репродуктивными апикальными меристемами необходимо участие обоих предковых типов (рис. 4), в результате скрещивания которых уже в первом поколении получаются растения с генотипом AaBb. Последующее самоопыление гибридов первого поколения (генотип AaBb) приводит, как и в первом случае, к образованию генотипа AABB.

Говорить о преимуществе какого-то одного из двух описанных вариантов, вероятно, безосновательно, так как одной и той же цели эволюция могла достичь либо одним из двух, либо обоими путями одновременно, причем с одинаковой степенью вероятности. Определенно утверждать можно только одно — отбор благоприятствовал сохранению растений с генотипом AABB, или с репродуктивными апикальными меристемами.

Образование репродуктивной апикальной меристемы означало переход от годичных побегов типов Д и Е (рис. 3, $Д_1$ $Е_1$), к годичному побегу типа Г (рис. 3, $Г_1$). Почему? Вспомним, что апикальные меристемы типов Д и Е (рис. 3, $Д_0$, $Е_0$) появляются только при переходе растений в репродуктивную фазу онтогенеза, т. е. на годичном побеге типа А (рис. 3, $А_1$) они как бы заме-

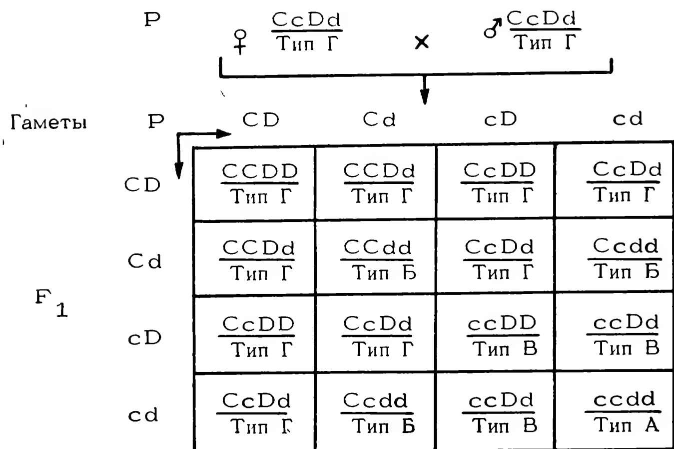


Рис. 5. Рекомбинационный вариант образования вегетативных апикальных меристем типов Б и В из типа Г.

В числителе дроби — генотип, в знаменателе — соответствующий генотипу тип апикальной меристемы.

няют апикальные меристемы типа А (рис. 3, A_0). Если же на том же самом годичном побеге типа А места меристем типа А займут не вегетативно-репродуктивные меристемы, а репродуктивные типа Ж (рис. 3, $Ж_0$), то и возникнет годичный побег типа Г (рис. 3, $Г_1$), у которого все меристемы — и верхушечная, и пазушные — репродуктивные. Следовательно, с возникновением репродуктивной меристемы типа Ж (рис. 3, $Ж_0$) автоматически возникает и новый тип вегетативной меристемы — тип Г (рис. 3, $Г_0$), центральная и латеральная инициали которой формируют репродуктивные апикальные меристемы будущего годичного побега (рис. 3, $Г_0$—$Г_1$). Вегетативная же апикальная меристема типа Г лежит в основе подсистемы $П_Г$.

Подсистема $П_Г$ (рис. 1, ряд *Г*; 3, *Г*) явилась этапным моментом в эволюции гипотетических предков рода *Fraxinus*, так как ее образование связано с возникновением репродуктивной апикальной меристемы, а следовательно, и соцветия, которое пришло на смену вегетативно-репродуктивному годичному побегу. По сравнению с подсистемами $П_Д$ и $П_Е$ (рис. 1, ряды *Д*, *Е*; 3, *Д*, *Е*), которые можно назвать универсальными, так как в них представлена и вегетативная, и репродуктивная сферы, подсистема $П_Г$ — узкоспециализирована: и верхушечная, и пазушные апикальные меристемы годичного побега типа Г (рис. 1, $Г_1$; 3, $Г_1$) являются репродуктивными, на следующий год из них образуются верхушечное и боковые соцветия, и жизнь подсистемы $П_Г$ на этом прекращается. Поэтому можно предположить, что отбор не благоприятствовал процветанию растений с годичными побегами типа Г, функционирование которых в системе многолетнего растения приводило к прогрессирующему уменьшению числа точек роста и к быстрой гибели системы в целом.

Выходом из этой двойственной ситуации, при которой вновь образовавшаяся подсистема обладала как очевидными достоинствами (вегетативно-репродуктивный годичный побег заменен на репродуктивный — соцветие), так и явными недостатками (кратковременность существования, отрицательно влияющая на систему в целом), явилось образование двух новых типов подсистем — $П_Б$ и $П_В$ (рис. 1, ряды *Б*, *В*; рис. 3, *Б*, *В*), сохраняющих положительные особенности подсистемы $П_Г$ и исключающих ее недостатки.

Эволюция подсистемы $П_Г$ в подсистемы $П_Б$ и $П_В$ является следствием эволюции апикальной меристемы типа Г (рис. 3, $Г_0$) в апикальные меристемы типов Б и В (рис. 3, $Б_0$ и $В_0$), и объяснить ее можно либо мутациями генов, либо их перекомбинацией.

Предположим, что существуют ген С (доминантная аллель), определяющий формирование репродуктивной апикальной меристемы будущего годичного побега из центральной инициали исходной вегетативной меристемы, и ген с (рецессивная аллель), определяющий формирование вегетативной апикальной меристемы из той же самой инициали; пусть ген D определяет формирование репродуктивных апикальных меристем будущего годичного побега из латеральной инициали исходной вегетативной меристемы, а ген d — вегетативных апикальных меристем из той же самой инициали. Тогда генотипы

растений с вегетативными апикальными меристемами типов Г, Б и В будут соответственно: CCDD (или CCDd, CcDD, CcDd), CCdd (или Ccdd) и ccDD (или ccDd).

Если допустить, что растения с апикальными вегетативными меристемами типа Г были гетерозиготны по обоим признакам, т. е. имели генотип CcDd, то образование растений с вегетативными меристемами типов Б и В сводится к простой перекомбинации генов в результате самоопыления растений с апикальными меристемами типа Г (рис. 5).

Если же растения с апикальными меристемами типа Г были гомозиготны по обоим доминантным признакам, т. е. имели генотип CCDD, то для образования растений с апикальными меристемами типов Б и В необходимо как минимум две мутации: D $\rightarrow$ d и C $\rightarrow$ c. Последующее самоопыление мутантов с генотипами CCDd и CcDD приводит к образованию гомозиготных особей с генотипами CCdd и ccDD или соответственно растений с апикальными меристемами типов Б и В.

Структурная организация и некоторые закономерности развития систем многолетних растений на примере представителей рода *Fraxinus* и его гипотетических предков. Эволюция различных типов систем

Система многолетнего растения (С) представляет собой динамическую совокупность, как правило, двух типов подсистем. До вступления в репродуктивную фазу онтогенеза во всех без исключения типах систем функционирует один единственный тип подсистемы — $П_А$ (рис. 1, ряд *А*), чем и объясняется в принципе одинаковый ход развития всех типов систем в этот период их жизни. В репродуктивной фазе онтогенеза наряду с подсистемой $П_А$ в каждой системе начинает функционировать еще один тип подсистемы, который и определяет ее (системы) специфичность (см. табл. 3). Например, систему типа Б ($С_Б$) определяет появляющаяся в репродуктивной фазе онтогенеза подсистема $П_Б$ (рис. 1, ряд *Б*), а систему $С_В$ — подсистема $П_В$ (рис. 1, ряд *В*). Отметим, что каждый подрод рода *Fraxinus*, а также гипотетические таксоны Е, Д и Г характеризуются определенным типом системы (табл. 3).

В табл. 3 дается характеристика структурных уровней различных типов систем. Если перечислять эти уровни в направлении все большей детализации, то получится следующая последовательность: система—подсистемы—годичные побеги—апикальные меристемы. Систему многолетнего растения, таким образом, можно анализировать, рассматривая тот или иной уровень ее организации, а отличие этих подходов будет заключаться, во-первых, в степени детализации и, во-вторых, в степени усложнения взаимосвязей отдельных элементов каждого структурного уровня. Вероятно, чем дальше мы будем продвигаться от уровня апикальных меристем в сторону всей системы многолетнего растения, тем все более сложными и менее предсказуемыми будут становиться взаимосвязи структурных элементов соответствующих уровней.

Так как нам известны закономерности развития всех описанных выше типов подсистем, то для установления закономерностей развития различных типов систем необходимо определить долю участия каждого типа подсистемы или временно́е и пространственное соотношения различных типов подсистем в системах многолетних растений на протяжении всего онтогенеза.

До вступления многолетних растений или систем в репродуктивную фазу онтогенеза их развитие проходит, как уже отмечалось выше, в принципе одинаково, так как во всех типах систем в этот период их жизни функционирует одна единственная подсистема — $П_А$ (рис. 1, ряд *А*). Трудности анализа закономерностей развития систем возникают при переходе систем в репродуктивную фазу онтогенеза. Связаны эти трудности не только с увеличением числа одновременно функционирующих подсистем (к подсистеме $П_А$ на этом этапе в зависимости от типа системы добавляется одна из подсистем типов Б— Е— рис. 1, ряды *Б—Е*), но и с тем, что подсистемы, знаменующие переход систем в репродуктивную фазу онтогенеза, функционируют не постоянно, а периодически сменяются подсистемой $П_А$. Определить время существования каждого типа

ТАБЛИЦА 3

Структурная организация различных типов систем многолетних растений на примере представителей рода *Fraxinus* и его гипотетических предков

Таксон			Структурные уровни				Ветвление
			1	2	3	4	
			—	$П_{А}$—	[А] [— —]	[(V+v)] [— — —]	МП —
Современные	Genus *Frxinus*	Subgen. *Ornus*	$С_{Б}$	$П_{А}+П_{Б}$	[А]+[Б+Ж]	[(V+v)]+[(R+v)+(S)]	МП+СП
Современные	Genus *Frxinus*	Subgen. *Fraxinus*	$С_{В}$	$П_{А}+П_{В}$	[А]+[В+Ж]	[(V+v)]+[(V+r)+(S)]	МП+МПР
Гипотетические	Genus Г		$С_{Г}$	$П_{А}+П_{Г}$	[А]+[Г+Ж]	[(V+v)]+[(R+r)+(S)]	МП —
Гипотетические	Genus X	Subgen. Д	$С_{Д}$	$П_{А}+П_{Д}$	[А]+[Д —]	[(V+v)]+[(S+vr) —]	МП+СП
Гипотетические	Genus X	Subgen. Е	$С_{Е}$	$П_{А}+П_{Е}$	[А]+[Е —]	[(V+v)]+[(VR+S) —]	МП+МПР
			—	— —	[—] [— Ж]	[— —] [— — (S)]	— —

1 — $С_{Б}$ — $С_{Е}$ — типы систем; 2 — $П_{А}$ — $П_{Е}$ — типы подсистем; 3 — А—Ж — типы годичных побегов; 4 — V, VR, R — вегетативная, вегетативно-репродуктивная и репродуктивная апикальные меристемы, занимающие верхущечное положение на годичном побеге; v, vr, r — те же апикальные меристемы, но занимающие пазушное положение на годичном побеге; S — апикальная меристема зародыша семени; типы ветвления подсистем: МП — моноподиальный, МПР — моноподиальный с редукцией боковых осей, СП — симподиальный.

подсистемы, частоту периодических смен одного типа другим на этом этапе онтогенеза сложно. Пространственное и временное соотношения различных типов подсистем в системе многолетнего растения, вероятно, детерминированы генетической программой, но воздействие окружающей систему биотической и абиотической среды вносит свои коррективы и конечный результат при реализации программы в той или иной степени отклоняется от нормы и становится трудно предсказуемым. Тем не менее определенные тенденции в соотношении подсистем у различных типов систем наблюдаются. Именно этими тенденциями можно объяснить некоторые особенности развития систем различных типов, а именно: жизненные формы, периодичность или равномерную по годам интенсивность плодоношения, неудачные опыты интродукции.

Одновременное функционирование в системе многолетнего растения двух типов подсистем (в репродуктивной фазе онтогенеза) является причиной параллельного развития в системе двух типов ветвления (табл. 3): например у представителя подрода *Ornus* ($С_{Б}$) — моноподиального ($П_{А}$) и симподиального ($П_{Б}$), у представителей подрода *Fraxinus* ($С_{В}$) — моноподиального ($П_{А}$) и моноподиального с редукцией боковых осей ($П_{В}$). Известно также, что виды подрода *Ornus* — это, как правило, небольшие деревья или кустарники (*F. ornus* L., *F. raibocarpa* Regél), а виды подрода *Fraxinus* в большинстве случаев — высокие деревья, нередко достигающие 40 м высоты (*F. excelsior* L., *F. angustifolia* ssp. *pannonica* Soó et Simon). Одной из чисто механических причин таких ярко выраженных габитуальных различий является почти полное доминирование в системе $С_{Б}$ (подрод *Ornus*) подсистемы $П_{Б}$ над подсистемой $П_{А}$, или

симподиального ветвления над моноподиальным, а в системе $С_В$ (подрод *Fraxinus*) — периодическое доминирование подсистемы $П_В$ над подсистемой $П_А$, или моноподиального с редукцией боковых осей ветвления над моноподиальным. Может возникнуть вопрос, почему в системе $С_Б$ допускается полное доминирование подсистемы $П_Б$ над подсистемой $П_А$, а в системе $С_В$ — только периодическое доминирование подсистемы $П_В$ над подсистемой $П_А$? Ответ необходимо искать в закономерностях развития соответствующих типов подсистем. Если подсистема $П_Б$ (рис. 1, ряд *Б*; табл. 1 и 2) обеспечивает нарастающее развитие как вегетативной, так и репродуктивной сфер организма и, следовательно, необходимость в параллельном функционировании еще и подсистемы $П_А$ отпадает, то с подсистемой $П_В$ дело обстоит иначе. Полное доминирование подсистемы $П_В$ (рис. 1, ряд *В*) над подсистемой $П_А$ (рис. 1, ряд *А*) в системе $С_В$ привело бы к полному прекращению ветвления, что в свою очередь остановило бы развитие как вегетативной, так и репродуктивной сфер организма. Постоянное удлинение оставшейся части годичных побегов типа В (рис. 1, $В_1$—$В_3$) явилось бы причиной сначала их повисания, а затем и обламывания. Вероятно, именно поэтому подсистема $П_В$ в системе $С_В$ (подрод *Fraxinus*) должна периодически сменяться подсистемой $П_А$, которая обогащает вегетативную сферу и тем самым создает условия для развития репродуктивной. Аналогичные закономерности соотношения различных типов подсистем в онтогенезе должны были наблюдаться и в гипотетических системах типов Д и Е (см. табл. 3).

Соотношением подсистем в репродуктивной фазе онтогенеза можно объяснить четко выраженную периодичность (в норме) сезонов обильного плодоношения у представителей подрода *Fraxinus* и примерно одинаковую по годам интенсивность плодоношения у представителей подрода *Ornus*.

Подтверждением всего вышесказанного может служить также неудачный опыт интродукции американских ясеней из секции *Melioides* (Endl.) V. Vassil. в Закарпатье. При достижении репродуктивной фазы онтогенеза кроны этих растений из-за нарушения нормального соотношения подсистем $П_А$ и $П_В$ в пользу последней начинают изгибаться и повисают, что приводит к угнетению всей системы. Деревья, в естественных условиях произрастания достигающие 40 м высоты, в Закарпатье не превышают 15 м и имеют болезненный вид.

Выводы

1. Закономерности развития всех описанных выше типов систем (подсистем, годичных побегов) определяются закономерностями дифференциации соответствующих типов апикальных меристем, которые в свою очередь контролируются генетическими программами. Графическая и математическая интерпретация закономерностей дифференциации различных типов апикальных меристем приводится на рис. 3 и в табл. 2.

2. Эволюция систем (подсистем, годичных побегов, апикальных меристем) сводится к эволюции генетических программ (генотипов) на основе генных мутаций и генных рекомбинаций, последнее допускает возможность возникновения таксонов надвидового ранга посредством гибридизации. Окружающая среда выступает в роли арбитра, оценивающего пригодность или непригодность каждого конкретного генотипа или генетической программы.

3. Метельчатое фрондозно-брактеозное соцветие рода *Fraxinus* образовалось из вегетативно-репродуктивных годичных побегов типов Д и Е (рис. 1, $Д_1$ и $Е_1$), или, если рассматривать вопрос с точки зрения эволюции апикальных меристем, репродуктивная апикальная меристема типа Ж (рис. 3, $Ж_0$) образовалась из вегетативно-репродуктивных апикальных меристем типов Д и Е (рис. 3, $Д_0$ и $Е_0$) в результате генных мутаций или генных рекомбинаций.

4. Верхушечное положение соцветий представителей подрода *Ornus* и боковое — представителей подрода *Fraxinus* объясняется их общим происхождением от предка, имевшего годичные побеги типа Г (рис. 3, $Г_1$), верхушечная и пазушные меристемы которого были репродуктивными и, следовательно, образовывали верхушечное и боковые соцветия. Механизм эволюции годичного побега типа Г (рис. 3, $Г_1$) в типы Б (рис. 3, $Б_1$ — подрод *Ornus*) и В (рис. 3, $В_1$ — подрод *Fraxinus*) — функциональная специализация центральной и лате-

ральной инициалей предкового типа апикальной меристемы (Г) вследствие генных мутаций или генных рекомбинаций.

5. Все современное разнообразие типов соцветий рода *Fraxinus* объясняется редукционными процессами, в результате которых происходила переработка первичного типа цветка и первичного типа соцветия следующим образом (последовательность могла быть и иной):

а) цветок: с чашечкой и венчиком—с чашечкой, без венчика—без околоцветника (параллельно, вероятно, шло и разделение полов);

б) соцветие: метельчатое фрондозное—метельчатое фрондозно-брактеозное—метельчатое брактеозное—кистевидное брактеозное.

Аналогичные закономерности эволюции репродуктивного годичного побега впервые были описаны Ан. А. Федоровым (1937) у представителей рода *Acacia* Mill. и развиты Ал. А. Федоровым (1948).

6. Возникновение репродуктивной апикальной меристемы в процессе эволюции покрытосемянных растений имело огромное значение не только потому, что оно привело к образованию верхушечных и боковых репродуктивных годичных побегов (соцветий), но и потому, что репродуктивная апикальная меристема явилась первым этапом на пути к возникновению однолетних жизненных форм. Репродуктивный годичный побег (соцветие) многолетних растений отличается от однолетнего растения только тем, что его появлению в онтогенезе многолетнего растения предшествует вегетативная фаза развития. Если допустить, что в результате генной мутации у многолетнего растения с репродуктивными апикальными меристемами вегетативная фаза выпадает, т. е. формообразовательные процессы у проростка начнутся сразу же с репродуктивной апикальной меристемы, то и возникнет однолетняя жизненная форма. Из всего вышесказанного следует:

а) однолетние растения возникли либо одновременно с возникновением репродуктивной апикальной меристемы — репродуктивного годичного побега (соцветия) у предковых многолетних растений, либо позже, но не раньше;

б) первичные однолетники, вероятно, имели вид репродуктивных годичных побегов (соцветий) тех многолетних форм, от которых они произошли.

Аналогичным образом в результате генной мутации, определявшей время включения репродуктивных апикальных меристем в онтогенезе, вероятно, возникли и двулетние жизненные формы растений.

7. Одновременное функционирование в системе многолетнего растения двух типов подсистем (в репродуктивной фазе онтогенеза) является причиной параллельного развития в системе двух типов ветвления, соотношением которых и определяются ярко выраженные габитуальные различия представителей подрода *Ornus* (кустарники или небольшие деревья) и представителей подрода *Fraxinus* (как правило, высокие и очень высокие деревья до 40 м).

8. Разработанная на примере *Fraxinus* система структурной организации многолетнего растения (табл. 3), а также формулы (табл. 1 и 2), отражающие закономерности развития различных типов подсистем, слагающих системы многолетних растений, открывают путь для создания математических моделей этих систем.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. (1975). Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., Наука. — Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. (1979). Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., Наука. — Дэвидсон Э. (1972). Действие генов в раннем развитии. М., Мир. — Лобашев М. Е. (1967). Генетика. Изд. ЛГУ. — Николаев Е. В. (1981). Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре Средней Азии и Казахстана. Бот. ж., 66, 4. — Николаев Е. В. (1981). Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре СССР. Бот. ж., 66, 10. — Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. Новые мемуары Московского общества испытателей природы, 19. М. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М., Советская наука. —Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. М., Высшая школа. — Федоров Ал. А. (1948). Материалы к эволюции некоторых представителей Мимозовых — *Mimosaceae* (*Albizzia julibrissin* Durazz.). В кн.: Флора и систематика высших растений, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Федоров Ан. А. (1937). К морфологии цветков некоторых видов р. *Acacia*. Тр. по прикл. бот. и сел., 1, 2. Л.— Федоров Ан. А. (1976). Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и видообразование во влажных тропиках. Изв. АН СССР, сер. биол., 5. — Федоров Ан. А. (1980). Семейство

Dipterocarpaceae Blume и эволюция растений. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., Наука. — Эзау К. (1980). Анатомия семенных растений, 1—2. М., Мир. — Scheller H. (1977). Kritische Studien über die kulltivierten Fraxinus-Arten. Mitt. Deutsch. Dendr. Ges., 69.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IX 1981.

SUMMARY

The annual shoots of the representatives of the genus *Fraxinus* have been investigated and classified. The system of the perennial plant structural organization has been developed and the mathematical interpretation of the developmental regularities of the described types of the systems has been given. The reasons of the distinct external differences in the subgenera *Ornus* and *Fraxinus* are explained. The author's standpoint on the genus *Fraxinus* evolution is substantiated, and the explanation of the origin of the top and lateral inflorescences and of the origin of annual and biennial life forms are proposed.

УДК 58.01/02 : 582.542.1

М. И. Лютова

УСТОЙЧИВОСТЬ РЕАКЦИИ ХИЛЛА К РАЗЛИЧНЫМ ПОВРЕЖДАЮЩИМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ У ДВУХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ *TRITICUM AESTIVUM (POACEAE)*

M. I. LUTOVA. THE RESISTANCE OF THE HILL REACTION TO DIFFERENT INJURIOUS AGENTS IN TWO VARIETIES OF WHEAT *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

У двух сортов пшеницы *Triticum aestivum* L. проведено сопоставление устойчивости реакции Хилла с ДХФИ к действию высокой температуры, гидролитических ферментов (трипсин, фосфолипаза А) и детергентов (тритон Х-100, дигитонин). Активность хлоропластов, выделенных из проростков пшеницы более теплолюбивого сорта, снижается в меньшей степени при действии всех использованных агентов. Обсуждаются возможные причины межсортовых различий в устойчивости хлоропластов.

Изучение дикорастущих видов и экологических рас растений из контрастных температурных условий обитания показало, что у генотипов, адаптированных к более теплому климату или к более теплому периоду вегетации, теплоустойчивость клеточных функций и белков во многих случаях выше, чем у менее теплолюбивых форм (Александров, 1975; Berry, Björkman, 1980). Биологический смысл этой закономерности В. Я. Александров (1975) видит в том, что она отражает приспособление уровня конформационной подвижности белковых молекул к температуре обитания генотипов. Уровень конформационной подвижности белковых макромолекул и надмолекулярных структур имеет важное значение для оптимального функционирования организмов при тех температурах, которые преобладают в период их активной жизни.

У культурных растений также наблюдается соответствие уровня теплоустойчивости клеток температурным условиям мест происхождения и выращивания сортов (Beljakoff, 1930; Олейникова и Углов, 1962; Олейникова, 1964а, б; Ormrod et al., 1968; Фельдман и др., 1981). Однако различие в теплоустойчивости, связанное с разной теплолюбивостью сортов, наблюдается только при сопоставлении клеточных функций. Термостабильность же большинства исследованных белков не отличалась при прогревах как экстракта, так и листьев (Фельдман и др., 1981).

Существенным было выяснить, на каком уровне организации клеточных структур можно выявить различия в теплоустойчивости сортов. Для этой цели было проведено исследование на изолированных хлоропластах, которые представляют собой как бы промежуточную ступень сложности организации между извлеченным из клетки белком и интактной клеткой. Ранее было показано, что у сорта Эритроспермум 841 наблюдается более высокая теплоустойчивость фотосинтеза листьев, чем у сорта Диамант (Фельдман и др., 1981). В настоящей работе у этих сортов изучали теплоустойчивость одной из частных реакций фотосинтеза (реакция Хилла) на изолированных хлоропластах. Кроме того, мы проводили сопоставление скорости реакции Хилла у двух сортов при действии трипсина и детергентов для того, чтобы установить, наблюдается ли параллелизм в чувствительности хлоропластов к действию повреждающих агентов, отличающихся по механизму своего воздействия.

Материал и методика

Опыты проводили на двух яровых сортах пшеницы *Triticum aestivum* L., Диамант и Эритроспермум 841.

Сорт Диамант выведен в Швеции и в течение долгого времени был основным сортом пшеницы Финляндии и Швеции. В Советском Союзе он был районирован в Нечерноземной зоне европейской части страны и лесостепной зоне Западной Сибири. Сорт Эритроспермум 841 выведен на Краснокутской селекционной станции Саратовской обл. из образца мягкой пшеницы Ашхабадского р-на, районирован на Юго-Востоке СССР, на Нижней Волге, а также почти по всем областям Казахстана и Киргизии (Якубцинер и Поволоцкая, 1947). Таким образом, Диамант культивируется в более северных районах по сравнению с сортом Эритроспермум 841. Средняя температура за весь период вегетации яровых пшениц для южных районов страны значительно выше, чем для северных. Например, средняя температура воздуха в западных районах Казахстана и Средней Азии — 17—19° С, тогда как в Прибалтике она не превышает 13—14 (Жуковский, 1957). Количество выпадающих осадков в местах культивирования яровых пшениц значительно уменьшается с севера на юг. Сорт Диамант влаголюбив, тогда как Эритроспермум 841 отличается большей засухоустойчивостью.

Проростки пшеницы выращивали в ящиках с землей в оранжерее при круглосуточном освещении люминесцентными лампами (5000 лк), температуре 18—20° и регулярном поливе.

Для получения суспензии хлоропластов листья растирали в плексигласовой ступке с раствором, содержащем 0.4 *M* сахарозу, 0.01 *M* NaCl и 0.03 *M* трис-HCl, pH 8. После отжимания через двойной слой капрона гомогенат центрифугировали в течение 2 мин при 5000 g, осадок ресуспензировали в исходном растворе. Микроскопический контроль хлоропластов показал, что полученная суспензия содержит преимущественно целые хлоропласты.

Реакцию Хилла определяли по восстановлению 2,6-дихлорфенолиндофенола (ДХФИ) в течение 1 мин при насыщающей интенсивности света и комнатной температуре. Уменьшение оптической плотности ДХФИ после освещения суспензии хлоропластов регистрировали с помощью ФЭК-М с зеленым фильтром.

Для определения теплоустойчивости реакции Хилла 3.5 мл суспензии хлоропластов (10—15 мкг хлорофилла) прогревали в пробирке на свету (Ageeva, 1977) в течение 10 мин при заданной температуре, которая поддерживалась с точностью до 0.1°. Прогретую суспензию быстро охлаждали, сливали в кювету, добавляли ДХФИ и определяли скорость реакции Хилла.

При определении устойчивости реакции Хилла к протеолитическому действию трипсина и к детергентам (тритон X-100 и дигитонин, фирма Merck) заранее приготовленные растворы этих веществ в 0.03 *M* трис-HCl буфере, pH 8 добавляли к 30 мл суспензии хлоропластов (10—15 мкг хлорофилла), смесь оставляли при комнатной температуре и изредка осторожно перемешивали. Непрерывное встряхивание суспензии в шутель-аппарате приводило к полной потере активности хлоропластов. Каждые 10 мин отбирали пробы (3.5 мл) для измерения скорости реакции Хилла, которое проводили в присутствии реагента.

Степень снижения скорости реакции после действия нагрева и других повреждающих факторов по сравнению с контролем служила мерой ее устойчивости. В качестве контроля учитывали скорость реакции Хилла, измеренную в суспензии хлоропластов. Суспензию в течение опыта (50—80 мин) хранили при 0°, за этот период активность оставалась неизменной. При комнатной температуре за то же время было отмечено лишь незначительное (15—20%) снижение активности. При мягком действии всех использованных агентов у хлоропластов, хранившихся при 0°, наблюдается стимуляция скорости реакции Хилла, что говорит о том, что у исходно полученных хлоропластов электронтранспортный поток сопряжен с фосфорилированием.

Разница между средними величинами считалась статистически значимой при $P \leqslant 0.05$.

Результаты исследования

Прежде чем перейти к сравнению теплоустойчивости реакции Хилла у двух сортов пшеницы, необходимо было убедиться в том, что степень инактивации реакции Хилла существенно не изменяется в пределах каждого сорта в зависимости от возраста использованных растений. Оказалось, что хлоропласты, выделенные из листьев 11- и 18-дневных растений, обладают одинаковой устойчивостью к действию высокой температуры (проведено 5 опытов). Ввиду того что в наших опытах не проводили выравнивания проб по хлорофиллу, важно было также выяснить, одинакова ли теплоустойчивость хлоропластов в пробах с различным содержанием хлорофилла. Специально поставленные опыты показали, что разбавление суспензии вдвое (9 и 18 мкг хлорофилла) не влияло на степень инактивации реакции Хилла. Отсутствие зависимости теплоустойчивости от возраста использованных растений и концентрации хлорофилла в пробе наблюдалось у обоих сортов.

На рис. 1 представлены результаты измерения реакции Хилла после 10-минутного прогрева суспензии хлоропластов у двух сортов пшеницы. Исходная активность хлоропластов у обоих сортов достоверно не отличалась, она равнялась 282 мкмол. восстановленного ДХФИ на 1 мг хлорофилла в час у сорта Диамант и 265 — у Эритроспермум 841. Слабый нагрев приводит к стимуляции реакции Хилла вследствие разобщения электронтранспортного потока и фотофосфорилирования. У Эритроспермум 841 стимуляция реакции Хилла наблюдается при более высокой температуре, чем у сорта Диамант. Более сильный нагрев вызывает подавление активности хлоропластов, но у сорта Эритроспермум 841 оно выражено в меньшей степени. Кривая инактивации реакции Хилла у этого сорта при всех температурах прогрева лежит выше, чем у сорта Диамант. Разница в температуре 50%-го подавления скорости реакции Хилла у исследованных сортов равна 1°. Теплоустойчивость этой функции хлоропластов выше у более теплолюбивого сорта. Необходимо отметить, что нами проведены две серии опытов по сопоставлению теплоустойчивости реакции Хилла у этих сортов пшеницы. Измерения, сделанные в августе, обнаружили значительно более высокую устойчивость к нагреву у обоих сортов, чем в феврале, однако межсортовая разница в теплоустойчивости сохранялась и была статистически достоверной, как и в первой серии опытов.

Для трипсина и детергентов были сняты кривые зависимости степени инактивации реакции Хилла от концентрации этих веществ. При увеличении концентрации реагентов степень инактивации реакции Хилла прогрессивно возрастала. Сходный характер кривой инактивации наблюдали также при варьировании сроков воздействия и постоянной концентрации трипсина и детергентов. Из-за удобства постановки опытов мы избрали второй методический прием.

Рис. 2. иллюстрирует зависимость скорости реакции Хилла от времени протеолиза при действии 0.006% раствора трипсина. После 10-минутного переваривания у сорта Эритроспермум 841 наблюдается стимуляция скорости реакции Хилла, у сорта Диамант стимуляцию нам удалось наблюдать после действия трипсина более слабой концентрации. При концентрации трипсина, использованной в наших опытах, 10-минутное действие приводит уже к значительному подавлению скорости реакции у этого сорта. При более длительных сроках воздействия (от 20 до 50 мин) скорость реакции Хилла падает ниже контроля у обоих сортов, но у Эритроспермум 841 она снижается на меньшую величину, чем у сорта Диамант. Это различие статистически значимо. Таким образом, устойчивость хлоропластов к трипсину оказалась более высокой у более теплолюбивого сорта.

Аналогичные различия в устойчивости реакции Хилла при сравнении обоих сортов получены также при действии детергентов (рис. 3 и 4). Необходимо отметить, что при работе с детергентами наблюдаются значительные вариации устойчивости реакции Хилла от опыта к опыту даже в ограниченные календарные сроки. На рис. 3 и 4 приведены результаты одного из типичных опытов для каждого детергента (проведено 14 измерений с тритоном Х-100 и 16 измерений с дигитонином). При одновременном сопоставлении сортов у Эритроспер-

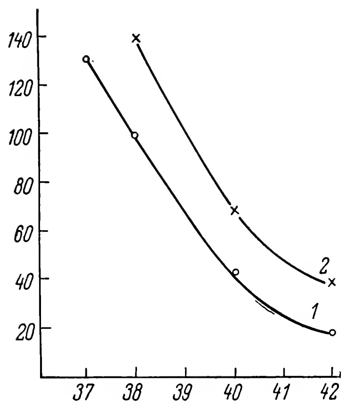


Рис. 1. Влияние предварительного прогрева изолированных хлоропластов на активность реакции Хилла у пшеницы сорта Диамант (*1*) и сорта Эритроспермум 841 (*2*).

По оси абсцисс — температура 10-минутного прогрева, °C; *по оси ординат* — скорость реакции Хилла с ДХФИ, % от контроля; $n=8$.

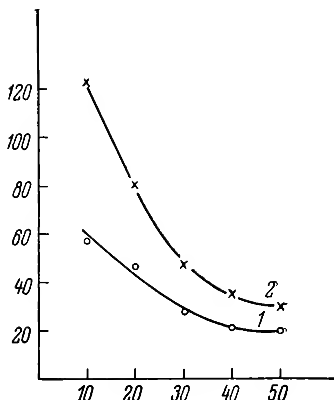


Рис. 2. Влияние трипсина на активность хлоропластов, выделенных из проростков пшеницы сорта Диамант (*1*) и сорта Эритроспермум 841 (*2*).

По оси абсцисс — время действия 0.006% трипсина, мин; *по оси ординат* — скорость реакции Хилла с ДХФИ, % от контроля; $n=6$.

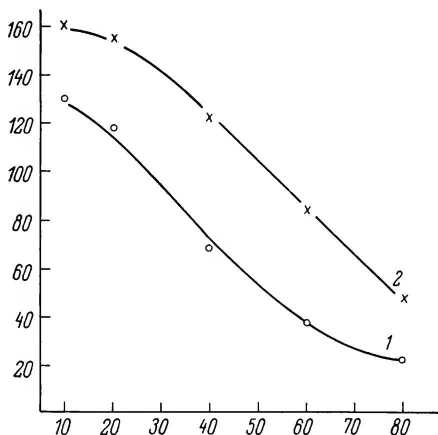


Рис. 3. Влияние тритона Х-100 на активность хлоропластов, выделенных из проростков пшеницы сорта Диамант (*1*) и сорта Эритроспермум 841 (*2*).

По оси абсцисс — время действия 0.003% тритона Х-100, мин; *по оси ординат* — скорость реакции Хилла с ДХФИ, % от контроля; типичный опыт.

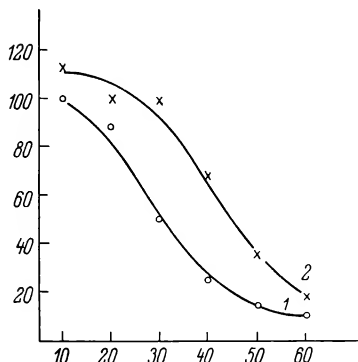


Рис. 4. Влияние дигитонина на активность хлоропластов, выделенных из проростков пшеницы сорта Диамант (*1*) и сорта Эритроспермум 841 (*2*).

По оси абсцисс — время действия 0.012% дигитонина, мин; *по оси ординат* — скорость реакции Хилла с ДХФИ, % от контроля; типичный опыт.

мум 841 скорость реакции Хилла при действии тритона Х-100 (0.003%) при определенном сроке воздействия значительно выше. Различие наблюдается в степени как стимуляции, так и инактивации этой реакции. При действии дигитонина (0.012%) активность хлоропластов у сорта Эритроспермум 841 подавлена также в меньшей степени. Таким образом, и по отношению к детергентам различного химического действия (тритон Х-100 — детергент стероидного типа, дигитонин — неионный детергент) хлоропласты, выделенные из проростков сорта Эритроспермум 841, оказались более устойчивы.

Обсуждение результатов

В нашей работе показано, что теплоустойчивость реакции Хилла при прогреве изолированных хлоропластов проростков пшеницы сорта Эритроспермум 841 достоверно выше, чем у сорта Диамант, подобно тому, как это наблюдалось при сопоставлении теплоустойчивости ряда клеточных функций. Это

различие в функциональной теплоустойчивости клеток и органоидов соответствует общей выносливости изученных сортов в перегревам. Так, оценка по скорости развития и урожайности растений, выращенных в условиях Ленинградской обл. и подвергнутых в процессе развития действию высокой температуры, показала значительное преимущество сорта Эритроспермум 841 по сравнению с сортом Диамант (Олейникова и Углов, 1962). Однако, как упоминалось выше, у обоих сортов пшеницы большинство изученных ферментов не отличалось по термостабильности (Фельдман и др., 1981), тогда как у близкородственных видов с разной теплолюбивостью различие в теплоустойчивости аналогичных белков, как правило, наблюдалось (Lutova, Feldman, 1981). Фельдман с соавторами предположили, что у сортов, формирование которых происходило за неизмеримо более короткий срок, не успели произойти изменения в первичной структуре белков, приводящие к различиям в термостабильности этих макромолекул, как это наблюдается при эволюции видов. Различие же в теплоустойчивости некоторых одноименных функций и белков при прогреве листа у сортов могло быть обусловлено надмолекулярными взаимодействиями, легко нарушаемыми при изоляции внутриклеточных ферментов. Межсортовая разница в теплоустойчивости реакции Хилла сохраняется, по-видимому, благодаря интактному состоянию выделенных хлоропастов и наличию в хлоропластах факторов, стабилизирующих электронный поток у более теплолюбивого сорта. Следует отметить, что при тепловом закаливании шпината повышение теплоустойчивости было обнаружено только у интактных хлоропластов, тогда как у хлоропластов, лишенных оболочки в результате осмотического шока, теплоустойчивость некоторых фотохимических реакций у закаленных и незакаленных растений не различалась (Santarius, Müller, 1979).

Нами было показано также, что межсортовые различия в устойчивости хлоропластов наблюдаются при действии трипсина и детергентов. Характер изменения скорости реакции Хилла под влиянием этих агентов в наших опытах согласуется с многочисленными литературными данными. Так, ранее было обнаружено, что трипсин в слабых концентрациях вызывает стимуляцию электронного транспорта хлоропластных мембран и прекращение фотофосфорилирования, увеличение его концентрации инактивирует электронный транспорт, при этом наиболее чувствительным оказывается участок, связанный с фотосистемой 2 (ФС-2) (Okayama, 1967; Mantai, 1970; Selman et al., 1973). Аналогичные закономерности наблюдались при действии на хлоропласты и некоторых детергентов, в том числе тритона Х-100 и дигитонина (Vernon, Shaw, 1965; Красновский, Брин, 1968; Kagalieva-Boeva, Dimova, 1976).

Механизм действия этих веществ на тилакоидные мембраны недостаточно полно изучен. Однако в последнее время появился ряд веских доказательств в пользу того, что трипсин действует на окисляющей стороне ФС-2, где он нарушает белковый «щит», отделяющий пластохиноновой пул от пигментного комплекса и локализованный на наружной стороне мембраны (Renger, 1976; Jansson et al., 1979). С какими компонентами мембраны, с белками или липидами, связываются детергенты, в настоящее время не установлено. Известно, что они действуют на гидрофобные связи мембранных компонентов (Donald, Wallach, 1969). Показано, что тритон Х-100 в низких концентрациях, сопоставимых с теми, которые были использованы в наших опытах, не связывается с большинством изученных белков и не вызывает разрыва белок-белковых взаимодействий. При непосредственном действии тритон Х-100, как правило, не приводит к потере биологической активности многих ферментов. Подобные наблюдения имеются также для дигитонина (Helenius, Simons, 1975). А. А. Красновский и Г. П. Брин (1968) считают, что под действием детергентов происходит дезагрегация липопротеинового комплекса за счет нарушения липоидных компонентов мембраны. Возможно, что одним из наиболее важных факторов, определяющих чувствительность клеточных мембран к детергентам, является жирнокислотный состав ее липидов (Inoue, Kitagawa, 1976).

Таким образом, механизм действия использованных агентов может значительно различаться. Тем не менее по отношению ко всем воздействиям (высокая температура, трипсин, детергенты) хлоропласты, выделенные из проростков сорта Эритроспермум 841, оказались более устойчивы, чем из сорта

Диамант. Наши предварительные опыты по действию фосфолипазы А на изолированные хлоропласты также показали большую устойчивость реакции Хилла у сорта Эритроспермум 841.

Вряд ли сходное направление различий можно отнести к разной проницаемости тилакоидной мембраны хлоропластов у этих сортов. Для повреждающего действия нагрева это свойство не имеет значения, показано также, что большая водорастворимая молекула трипсина не проникает в липидный слой мембраны (Croze et al., 1979). Скорее всего, оказывая влияние на различные компоненты мембран и их взаимодействия, эти агенты выявляют межсортовую разницу в конформационной подвижности мембран хлоропластов. Известно, что наряду с устойчивостью к высокой температуре стойкость к другим повреждающим агентам, часто отличающимся по механизму действия, может служить косвенным показателем конформационной гибкости макромолекул и надмолекулярных структур (Александров, 1975). Полученные нами данные, вероятно, свидетельствуют в пользу того, что сорт Эритроспермум 841 обладает меньшей конформационной подвижностью мембран хлоропластов по сравнению с сортом Диамант, что соответствует более высоким температурам его культивирования. Это соответствие важно для обеспечения оптимального функционирования фотосинтетического аппарата растений в период их вегетации.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л., Наука. — Жуковский П. М. (1957). Пшеницы в СССР. М.; Л., Сельхозгиз. — Красновский А. А., Брин Г. П. (1968). Нарушение реакции Хилла действием нагревания, растворителей и детергентов; условия реактивации. ДАН СССР, 179, 3. — Олейникова Т. В. (1964а). Влияние высоких температур и света на теплоустойчивость протоплазмы клеток растений разных сортов. В кн.: Клетка и температура среды. М.; Л., Наука. — Олейникова Т. В. (1964б). Влияние высокой температуры и света на проницаемость протоплазмы клеток листьев яровых злаков. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.; Л., Наука. — Олейникова Т. В., Углов П. Д. (1962). Теплоустойчивость протоплазмы клеток у ряда сортов яровой пшеницы. Бот. ж., 47, 3. — Фельдман Н. Л., Денько Е. И., Каменцева И. Е., Константинова М. Ф. (1981). Теплоустойчивость клеточных функций и белков у двух сортов пшеницы с разной агробиологической характеристикой. Цитология, 23, 11. — Якубцинер М. М., Поволоцкая Е. Е. (1947). Сорта яровой пшеницы. В кн.: Руководство по апробации сельскохозяйственных культур, 1., М., Гос. изд. с.-х. лит. — Ageeva O. G. (1977). Effects of light on thermostability of the Hill reaction in pea and spinach chloroplasts. Photosynthetica, 11, 1. — Beljakoff E. (1930). Über den Einfluss der Temperaturs auf die Kohlensäureassimilation bei zwei Klimatischen Pflanzenrassen. Planta, 11, 4. — Berry J. A., Björkman O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 31. — Croze E., Kelly M., Horton P. (1979). Loss of sensitivity to diuron after trypsin digestation of chloroplast photosystem II particles. FEBS Lett., 103, 1. — Donald F., Wallach H. (1969). Membrane lipids and the conformations of membrane proteins. J. Gen. Physiol., 54, 1. — Helenius A., Simons K. (1975). Solubilization of membranes by detergents. Bioch. Bioph. Acta, 415, 1. — Inoue K., Kitagawa T. (1976). Effect of lipid composition on sensitivity of lipid membranes to triton X-100. Bioch. Bioph. Acta, 426, 1. — Jansson C., Andersson B., Akerlung H.-E. (1979). Trypsination of inside-out chloroplast thylakoid vesicles for localization of the water-splitting site. FEBS Lett., 105, 1. — Kagalieva-Boeva D. N., Dimova E. M. (1976). Certain change of the electron transport in chloroplast membranes treated with digitonin. Докл. Болг. АН, 29, 3. — Lutova M. I., Feldman N. L. (1981). Genotypic temperature adaptations of cellular functions and proteins of two *Zostera* species. Oecologia, 49, 1. — Mantai K. E. (1970). Some effects of hydrolytic enzymes on coupled and uncoupled electron flow in chloroplasts. Plant Physiol., 45, 5. — Okayama S. (1967). Fluorescence yield of chlorohpyll A and photochemical activities of isolated chloroplasts. Plant Cell Physiol., 8, 1. — Ormrod D. P., Hubbard W. F., Faris D. (1968). Effects of temperature on net carbon dioxide exchange rate of twelve barley varieties. Can. J. Plant Sci., 48, 4. — Renger G. (1976). Studies on the structural and functional organization of system II of photosynthesis. The use of trypsin as a structurally selective inhibitor at the outer surface of the thylakoid membrane. Bioch. Bioph. Acta, 440, 2. — Santarius K. A., Müller M. (1979). Investigations on heat resistance of spinach leaves. Planta, 146, 5. — Selman B. K., Bannister Th. T., Dilley R. A. (1973). Trypsin inhibition of electron transport. Bioch. Bioph. Acta, 292, 3. — Vernon L. P., Shaw E. (1965). Photochemical activities of spinach chloroplasts following treatment with the detergent triton X-100. Plant Physiol., 40, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1981.

S U M M A R Y

The resistance of the Hill reaction with DPIP to the effect of high temperature, trypsin and detergents was compared in two varieties of wheat *Triticum aestivum*. The activity of the chloroplasts isolated from the seedlings of the more thermophilous variety was found to be less affected by the injurious agents. Possible causes of the intervarietal differences in the resistance of the chloroplasts are discussed.

УДК 547.562.2 : 582.998

Ю. С. Смирнов

ОБЩЕЕ СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛОВ У *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*) ПРИ ОБОГАЩЕНИИ СРЕДЫ МИКРОЭЛЕМЕНТАМИ

YU. S. SMIRNOV. SUMMARY CONTENT OF PHENOLES IN *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*) IN THE ENVIRONMENTS ENRICHED BY MICROELEMENTS

Исследовано влияние гипердоз никеля, хрома и бора, обладающих тератогенной активностью, на суммарное содержание фенольных соединений в листьях и корнях подсолнечника. Обнаружено, что обогащение питательной среды микроэлементами вызывает увеличение содержания фенолов в растениях. Обсуждается взаимосвязь накопления фенолов в растительных тканях с морфологическими нарушениями роста растений.

Вопрос об охране окружающей среды, в том числе ее растительного компонента, становится одним из центральных вопросов биологической науки. Известно, что элементы минерального питания лимитируют рост и развитие растений не только тогда, когда они содержатся в недостаточных количествах, но и когда находятся в избытке. Наряду с естественным обогащением природной среды микроэлементами, наблюдающемся в различных биогеохимических провинциях, мы повсеместно (почва, водный и воздушный бассейны) встречаемся с искусственным повышением их фона вследствие техногенного загрязнения. Техногенная миграция и концентрация химических элементов происходит главным образом в результате добычи, переработки и использования полезных ископаемых. Увеличение технофильности элементов, определяемой отношением ежегодной добычи в тоннах к их кларку в литосфере, является общей тенденцией развития биосферы (Перельман, 1973). Кроме того, техногенное загрязнение и его распространение связаны с выбросом в атмосферу огромных количеств выхлопных газов авто-, авиа- и водного транспорта, содержащих многие металлы (свинец, ртуть, кадмий, никель, хром, ванадий, цинк, медь и др.), некоторые галогены и мышьяк.

В растения химические элементы-загрязнители поступают из воды и непосредственно из воздуха. Одним из проявлений действия избытка химических элементов, в том числе и микроэлементов, на растения являются аномальные рост и развитие последних. Наличие сведений о тератогенной активности высоких концентраций свинца, никеля, хрома, кобальта, меди, серебра, цинка, кадмия, ртути, железа, марганца, стронция, радия, тория, урана, мышьяка, висмута, сурьмы, лития, алюминия, а также бора и некоторых галогенов ставит перед исследователями задачу изучения возможных физиолого-биохимических механизмов тератогенеза.

Тератологические изменения у растений являются, как известно, следствием нарушения образовательной деятельности меристемы, ответственной за формирование и развитие органов. Выяснение механизмов тератогенеза сводится поэтому прежде всего к поискам факторов, влияющих на ход клеточных делений. Одним из таких факторов может быть образование в тканях растений аномальных метаболитов фенольной природы, патологическое действие которых на митотический аппарат клетки известно (Крогулевич, Стом, 1969; Amor, Ali, 1969).

Представление об образовании в организме аномальных метаболитов под влиянием стресса, в частности радиационного облучения, появилось в 20-х

годах нашего столетия. Впоследствие оно получило развитие и экспериментальное обоснование в многочисленных трудах школы А. М. Кузина («Радиотоксины, их природа и роль в биологическом действии радиации высокой энергии», 1966), благодаря которым было установлено, что такими веществами, нарушающими процесс деления клеток, являются фенольные соединения.

На основе экспериментальных фактов, имеющихся в литературе и полученных в своей лаборатории, М. Я. Школьник (1974) высказал предположение о том, что накопление фенольных соединений в тканях бордефицитных растений является причиной формативных изменений у последних. С целью проверки этой гипотезы Школьник с сотрудниками (1978) провели работу по выявлению тератогенной активности у некоторых полифенолов и их окисленных форм (на примере дифенолов — пирокатехина, гидрохинона и резорцина — и промежуточного продукта окислительного превращения пирокатехина — n-бензохинона). Оказалось, что эти соединения обладают выраженной тератогенной активностью, увеличивающейся с повышением их концентрации. Гипотеза о связи накопления фенольных соединений в тканях растений с аномальным морфогенезом была развита в серии работ Школьника и его сотрудников (Смирнов, 1978; Смирнов, Крупникова, 1978; Школьник и др., 1978).

Данные о действии гипердоз микроэлементов на содержание полифенольных соединений отсутствуют. Исключение составляет одна работа (Carpena et al., 1979), в которой сообщается о различиях в содержании флавоноидов у нормальных и обогащенных бором растений томатов. Но эти различия, к сожалению, не проиллюстрированы цифровым материалом.

В задачу настоящего исследования входило изучение общего содержания фенолов в растениях подсолнечника, выращиваемых в условиях обогащения среды такими микроэлементами, как никель, хром и бор.

Материал и методика

Опыты проводили в вегетационном домике при естественном фотопериоде. Выращенные на дистиллированной воде 7-дневные проростки *Helianthus annuus* L., сорт ВНИИМК 8931 помещали на 3, 5 и 7 суток (в зависимости от погодных условий) на питательный раствор Кнопа с оптимальной дозой бора (0.5 мг/л). Затем их переносили на среду с избыточным содержанием никеля, хрома или бора. Никель и хром вносили в питательную среду из расчета 2.5 мг/л в виде сернокислой соли ($NiSO_5 \cdot 7H_2O$) и трехокиси (CrO_3), бор — в виде борной кислоты из расчета 40 мг/л. Никель, хром и бор в названных дозах обладают ярко выраженным тератогенным действием на подсолнечник (Школьник, Смирнов, 1970). Контрольные растения на протяжении всего опыта выращивали на растворе Кнопа с оптимальным количеством бора.

Пробы для анализа (в 2-кратной повторности) брали у растений без видимых признаков действия высоких концентраций микроэлементов, при их проявлении и усилении. Фенольные соединения выделяли из растительного материала путем экстракции этанолом. Сумму фенолов определяли колориметрическим методом с использованием реактива Фолина—Дениса (Swain, Hillis, 1959). Повторность анализа — 3-кратная.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приводятся данные 5 опытов, проведенных в летние месяцы 1976 и 1977 гг., целью которых являлось изучение содержания фенолов в растениях с признаками повреждений, вызванными избыточным содержанием микроэлементов в питательной среде. В этих опытах, отличающихся сроками проведения, возрастом растений и продолжительностью их выращивания на обогащенной микроэлементами среде, содержание фенолов определяли у второй пары листьев с верхушечной почкой. Для определения содержания фенолов в корнях в анализ брали общую массу последних.

Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что обогащение питательной среды микроэлементами вызывает повышение содержания фенолов в листьях и корнях подсолнечника.

ТАБЛИЦА 1

Влияние обогащения среды микроэлементами на общее содержание фенолов у *Helianthus annuus*

Возраст растений и продолжительность действия микроэлементов, сутки	Орган растений	Содержание фенолов, мкг/г сыр. веса			
		контроль	никель	хром	бор
18, 11	Листья	294 ±24	402 ±20	643 ±27	398 ±15
	Корни	9	27	354	99
18, 11	Листья	306 ±9	456 ±14	532 ±14	500 ±25
	Корни	30	76	272	120
17, 6	Листья	251 ±13	499 ±33	773 ±21	623 ±9
	Корни	Не определяли			
16, 5	Листья	402 ±13	525 ±9	920 ±88	672 ±28
	Корни	43	54	336	140
14, 3	Листья	478 ±17	665 ±35	690 ±35	943 ±40
	Корни	27	62	215	84

Имеющий место факт большего содержания фенолов в листьях контрольных растений одного опыта по сравнению с опытными растениями другого объясняется неадекватностью условий выращивания растений, о чем было сказано выше.

Обращает на себя внимание тот факт, что ответная реакция фенольного обмена у подсолнечника на воздействие микроэлементного стресса наиболее выражена при обогащении среды хромом. Значительно большее содержание фенольных соединений в корнях растений, испытывающих воздействие гипердоз хрома, по сравнению с растениями «никелевого» варианта можно объяснить, по-видимому, тем, что накопление хрома в корнях выражено сильнее, чем накопление никеля (Foroughi et al., 1976).

Для выяснения причинно-следственной связи накопления фенольных соединений в растительных тканях и нарушений морфогенеза у растений при обогащении среды микроэлементами необходимо было определить содержание фенолов в верхушечных листьях еще до появления у них симптомов повреждения, а также по мере развития последних. Такие опыты были проведены. В анализ брали вторую пару листьев с верхушечной почкой. Сумма полифенолов, как видно из представленных в табл. 2 данных, повышается в листьях опытных растений без признаков повреждения, выращиваемых в течение 2 дней на среде с микроэлементами, и продолжает увеличиваться на протяжении всего опыта. Аналогичная картина наблюдается и в корнях.

ТАБЛИЦА 2

Влияние продолжительности выращивания *Helianthus annuus* на обогащенной микроэлементами среде на общее содержание фенолов

Возраст растений и продолжительность действия микроэлементов, сутки	Органы растений	Содержание фенолов, мкг/г сыр. веса			
		контроль	никель	хром	бор
14, 2	Листья	345 ±13	384 ±12	676 ±20	451 ±3
	Корни	29	105	174	126
15,3	Листья	578 ±27	675 ±20	1020 ±53	785 ±9
	Корни	39	74	221	114
16, 4	Листья	513 ±22	703 ±66	1040 ±35	865 ±44
	Корни	36	69	261	113
17, 5	Листья	510 ±18	693 ±22	1085 ±62	975 ±79
	Корни	45	79	264	130
18, 6	Листья	435 ±18	718 ±40	1065 ±26	635 ±53
	Корни	56	98	276	153

Повышение содержания фенольных соединений в тканях растений, выращиваемых в условиях избыточных количеств микроэлементов никеля, хрома и бора, может быть обусловлено увеличением интенсивности пентозофосфатного

пути окисления сахаров. Подтверждением этого предположения служат данные об усилении пентозофосфатного пути дыхания растений под влиянием ряда тератогенных воздействий: дефицита бора (Lee, Aronoff, 1967; Walker, 1973; Школьник, Ильинская, 1975) и цинка (Парибок, Деменко, 1975), избытка свинца (Hampp et al., 1973) и фтора (Jonescu, Moscalu, 1973), засоления (Строгонов и др., 1970), высоких концентраций озона (Tingey et al., 1976), гербицидов и др.

Обнаруженное увеличение содержания фенольных соединений в листьях и корнях опытных растений еще до появления у них визуальных симптомов повреждения и формативных изменений свидетельствует о первичности функциональных нарушений по отношению к нарушениям структурным.

В следующей серии опытов исследовалось содержание фенолов в листьях растений, развивающихся во время действия гипердоз микроэлементов, и в листьях, которые образовывались после снятия тератогенного эффекта высоких концентраций микроэлементов путем исключения их из питательной среды через определенное время воздействия и последующего выращивания растений на нормальном растворе. Схема опытов была следующей: контрольные растения в течение всего опыта выращивали на нормальном растворе. Опытные проростки в течение одной недели находились на таком же растворе, а затем были пересажены на среду с высоким содержанием микроэлементов, на которой они находились в течение 7 дней. Затем растения пересаживали на нормальный питательный раствор и выращивали в течение 17 дней.

Описание тератологических изменений проведено у 38-дневных растений. Тератогенный эффект гипердоз микроэлементов проявлялся уже у второй пары листьев. Характерными формативными изменениями у растений были следующие: нарушение филлотаксиса — появление мутовок из 3—4 листьев на месте второй-пятой пар листьев (хром), очередное и мутовчатое листорасположение (бор), изменение формы листовой пластинки и ее редукция вплоть до образования только одной жилки, кущение (появление боковых побегов из семядольного узла и узла второй-четвертой пары листьев), нарушение филлотаксиса (никель). Токсичность никеля и бора проявлялась в образовании межжилкового хлороза и последующего некроза ткани, утолщении и деформации семядолей, повышенной опушенности, ломкости, а хрома — в появлении хлороза листовой пластинки, усилении пигментации (антоциановой) гипокотиля, карликовости растений.

В результате проведенного опыта обнаружено, что 7-дневное воздействие гипердоз микроэлементов на растения подсолнечника оказало тератогенное действие только на вторую-пятую пары листьев. Листья, развивающиеся в течение следующих 17 дней после пересадки растений на нормальный питательный раствор, не имели тератологических изменений.

Содержание фенольных соединений в растениях этого опыта определяли в листьях второй и третьей пар, на которых проявляется тератогенный эффект гипердоз микроэлементов, и в листьях шестой пары, у которых формативные изменения отсутствовали.

Данные, приведенные в табл. 3, показывают, что обогащение среды микроэлементами влечет за собой повышение уровня фенолов. Появление на тех же опытных растениях нормальных в морфологическом отношении структур после пересадки их со среды, обогащенной микроэлементами, на нормальный питательный раствор сопровождается, как видно из данных варианта опыта с 38-дневными растениями (табл. 3), выравниванием содержания фенольных соединений с контролем. Этот факт также свидетельствует о прямой связи между содержанием веществ фенольной природы и морфологическими нарушениями у растений.

Суммируя приведенные в настоящей работе данные, можно сделать следующее заключение: 1) обогащение среды микроэлементами (никелем, хромом или бором) вызывает повышение содержания фенолов у растений; 2) увеличение содержания фенольных соединений под влиянием гипердоз микроэлементов, обнаруженное в листьях растений без признаков повреждения и проявления тератогенного эффекта, свидетельствует о первичности функциональных нарушений по отношению к структурным; 3) одной из физиологических причин формативных изменений у растений, произрастающих в условиях обогащения

ТАБЛИЦА 3

Общее содержание фенолов в листьях *Helianthus annuus*, выращиваемого при избытке микроэлементов, а затем перенесенного на нормальный питательный раствор

Возраст растений, продолжительность действия гипердоз микроэлементов и последующего пребывания растений на нормальном питательном растворе, сутки	Анализируемая пара листьев	Содержание фенолов, мкг/г сыр. веса			
		контроль	никель	хром	бор
18, 4, 0	Вторая	465±17	610±7	970±13	975±27
21, 7, 0	Третья	373±10	480±29	990±29	980±21
38, 7, 17	Шестая	1485±30	1370±53	1425±67	1400±32

среды микроэлементами, является увеличение в них содержания фенольных соединений. Подтверждением правильности такого предположения являются сведения об образовании в тканях растений аномальных метаболитов фенольной природы под влиянием различных внешних факторов, оказывающих тератогенный эффект, таких как недостаток элементов минерального питания — азота (Rajagopal, Rao, 1973), фосфора (Krause, Resnik, 1976), калия (Lehman, Rice, 1972), кальция (Meravý, (1974), 1977), серы (Lehman, Rice, 1972; Rossiter, Barrow, 1972), бора (Крупникова, Смирнов, 1981), цинка (Dufrenoy, Reed, 1942), избыток макроэлементов (Достанова и др., 1979), радиация высокой энергии (Кузин и др., 1965), гербициды и фунгициды (Волынец, Корнелюк, 1973; Ксендзова, 1979), УФ радиация (Кравец, 1974), экстремальные температуры (Blake, 1976; Полякова, 1979), поранение (Озерецковецкая, Васюкова, 1965), вирусная инфекция (Redolfi, Cantisani, 1978), заражение грибами (Рункова, Пермезский, 1978), мутагены (Комарова, 1975), загазованность атмосферы (Третьяк, 1976), этилен (Cracer, Wetherbee, 1973), гиббереллины (Tronchet, 1961), озон (Howell, 1974).

Вместе с тем хорошо известно, что избыток или недостаток элементов минерального питания (Смирнов и др., 1977; Смирнов, Крупникова, 1978) и многие другие стрессы (экстремальная температура, измененный фотопериод, УФ и гамма-радиация, гербициды, ретарданты, вирусы, грибы, поранение и др.) обусловливают снижение содержания одного из ключевых фитогормонов — β-индолилуксусной кислоты.

Приведенные примеры показывают, что, во-первых, под влиянием экстремальных условий метаболическая активность растительной клетки, находящаяся под генетическим контролем, изменяется. Нарушения обмена индолов и фенолов носят при этом общий, т. е. неспецифический, характер. Во-вторых, нарушается баланс ИУК и фенолов: содержание ИУК уменьшается, уровень фенолов возрастает. Другими словами, экстремальные условия среды нарушают необходимое для нормального роста и развития равновесие между активаторами (ИУК) и ингибиторами (фенолы) роста, относительное содержание которых в тканях строго скоординировано.

В этой связи представляет несомненный интерес исследование А. М. Беккер (1979), посвященное изучению действия на *Cucurbita pepo* L. такого тератогена, как N-нитрозосоединения. По ее мнению, морфологические нарушения роста и развития проростка тыквы под действием N-нитрозодиэтиламина и N-нитрозо-N-этилмочевины связаны с нарушениями в системе гормональной регуляции — смещением баланса ауксина и этилена в пользу последнего. Это предположение заслуживает внимания, хотя действие этилена на морфогенез можно трактовать и через его влияние на уровень фенолов. Сведения о повышении содержания фенольных соединений под влиянием этилена известны (Cracer, Wetherbee, 1973).

Доказательством того, что накопление аномальных метаболитов фенольной природы под влиянием экстремальных условий среды является причиной нарушения роста и развития растений, служат данные Л. М. Крюковой и А. М. Кузина (1979). Они показали, что опосредованное действие ионизирующего излучения при локальном облучении верхушки растений подсолнечника на ниже

расположенные почки обусловлено накоплением ингибирующих веществ фенольной природы. Действие этих ингибиторов выявлялось как in vivo, так и in vitro при извлечении их из облученных растений. Биологическая активность ингибиторов проявлялась в угнетении роста гороха и в деформирующем действии на листья, цветки и плоды подсолнечника.

В заключение необходимо отметить, что для раскрытия физиологического механизма морфологических нарушений роста и развития растений, обусловленных экстремальными факторами среды, нужно исследовать баланс всего комплекса природных ингибиторов, представленных преимущественно этиленом и соединениями фенольной и терпеноидной (абсцизовая кислота) природы, и фитогормонов (ауксины, гиббереллины и цитокинины).

ЛИТЕРАТУРА

Беккер А. М. (1979). Нарушение баланса ауксина и этилена в проростках тыквы при воздействии N-нитрозосоединений. Автореф. канд. дис. Л. — Волынец А. П., Корнелюк В. Н. (1973). Об одной особенности действия гербицидов на фенольный комплекс растений. Физиол. раст., 20, 4. — Достанова Р. Х., Клышев Л. К., Тойбаева К. А. (1979). Фенольные соединения корней гороха при засолении среды. Физиол. и биохим. культ. раст., 11, 1. — Комарова Г. Е. (1975). Динамика фенольных соединений в вегетативных органах низколигниновых мутантов кукурузы и их нормальных аналогов. Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 5. — Кравец А. Ф. (1974). Накопление фенольных соединений растениями в различных условиях освещения. В кн.: Вопросы физиологии, биохимии, цитологии и флоры Украины. Киев, Наукова думка. — Крогулевич Р. Е., Стом Д. И. (1969). О действии хиноидных и фенольных аналогов радиотоксинов на хромосомный аппарат. Радиобиология, 9, 6. — Крюкова Л. М., Кузин А. М. (1979). Обнаружение радиотоксинов в экранированных листьях облученных растений. ДАН СССР, 247, 1. — Крупникова Т. А., Смирнов Ю. С. (1981). Содержание фенольных соединений в растениях в зависимости от снабжения бором. Бот. ж., 66, 4. — Ксендзова Э. Н. (1979). Влияние витавакса на фракционный состав и антигрибную активность фенольных соединений пшеницы. В кн.: Проблемы общей и частной фитотоксикологии. Л., Наука. — Кузин А. М., Копылов В. А., Мельникова С. К. (1965). О влиянии ионизирующей радиации на обмен фенольных соединений в растениях. Радиобиология, 5, 1. — Озерецковецкая О. Л., Васюкова Н. И. (1965). Новообразование фенолов в поврежденных тканях клубней картофеля. ДАН СССР, 161, 4. — Парибок Т. А., Деменко С. В. (1975). Влияние недостатка цинка на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у растений. В кн.: Биологическая роль и практическое применение микроэлементов. 1. Рига, Зинатне. — Перельман А. И. (1973). Геохимия биосферы. М., Высшая школа. — Полякова Л. В. (1979). Изменения содержания фенольных соединений в проростках горца забайкальского при низкой температуре. Физиол. раст., 26, 3. — Радиотоксины, их природа и роль в биологическом действии радиации высокой энергии. (1966). М., Атомиздат. — Рункова Л. В., Пермезский С. А. (1978). Содержание полифенолов у некоторых интродуцированных видов кизильника в связи с трахеомикозным увяданием. В кн.: Фитогормоны и рост растений. М., Наука. — Смирнов Ю. С. (1978). Активность полифенолоксидазы у растений *Helianthus annuus* L. (*Compositae*) при обогащении среды микроэлементами. Бот. ж., 63, 11. — Смирнов Ю. С., Крупникова Т. А. (1978). Влияние тератогенных концентраций никеля на содержание индолилуксусной кислоты и активность ИУК-оксидазы в растениях *Helianthus annuus* L. (*Compositae*). Бот. ж., 63, 5. — Смирнов Ю. С., Крупникова Т. А., Школьник М. Я. (1977). Содержание ИУК в растениях, различающихся по чувствительности к борному дефициту. Физиол. раст., 24, 2. — Строгонов Б. П., Кабанов В. В., Шевякова Н. И., Лапина Л. П., Комизерко Е. П., Попов Б. А., Достанова Р. Х., Приходько Л. С. (1970). Структура и функция клеток растений при засолении. М., Наука. — Третьяк Н. П. (1976). Влияние загазованности воздуха на активность фенольных ингибиторов роста некоторых древесных растений. В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, Наукова думка.— Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора. Физиол. раст., 21, 1. — Школьник М. Я. (1981). Физиологические причины тератологических изменений у растений. Бот. ж., 66, 2. — Школьник М. Я., Ильинская Н. Л. (1975). Влияние борной недостаточности на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у различающихся по степени потребности в боре растений. Физиол. раст., 22, 4. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С. (1970). О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений у растений, вызванных высокими концентрациями бора. Бот. ж., 55, 12. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С., Стом Д. И. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5. — Amor S. M., Ali E. M. (1969). Cytological effects of pesticides. IV. Mitotic effects of some phenols. Cytologia, 34, 4. — Blake T. I. (1976). Thermodormancy in seedling of *Eucalyptus obligna* L'Herrit. Austral. J. Plant Physiol., 3, 2. — Cracer L. E., Wetherbee P. J. (1973). Ethylene, light and anthocyanin synthesis. Plant Physiol., 51, 3. — Carpena O., Mataix J. J., Carpena R. O. (1979). Influence du bore aux niveaux d'aminoacides et flavonoïdes dans des plantes de tomate. Agrochimica, 23, 1. — Dufre-

n o y J., R e e d H. (1942). Coacervates in physical and biological systems. Phytopathology, 32, 7. — F o r o u g h i M., H o f f m a n n J., T e i c h e r K., V e n t e r F. (1976). Der Einfluß unterschiedlich hoher Gaben von Cadmium, Chrom oder Nikel auf Tomaten in Nährlösung. Landwirt. Forsch., 29, 32/1. — H a m p p R., Z i e g l e r H., Z i e g l e r J. (1973). Der Einfluß von Bleiionen auf Enzyme des reductiven Pentosephosphatcyclus. Biochem. Physiol. Pflanzen, 164, 5/6. — H o w e l l R. K. (1974). Phenols, ozone and their involvement in the physiology of plant injury. In: Air Pollution related to plant growth. Ed. by M. Dugger. A. C. S. Symp., Washington, Ser. 3. — J o n e s c u A., M o s c a l u T. (1973). Potentiallul de productie plantelor in zonelu cu Atmosphera imparificata. Probl. agr. (RSR), 5. — K r a u s e J., R e s n i k H. (1976). Untersuchungen zur Steigerung der Flavonol-Akkumulation durch P- und N-Mangel in *Fagopyrum esculentum* Moench. Z. Pflanzenphysiol., 79, 5. — L e e S., A r o n o f f S. (1967). Boron in plants: A biochemical role. Science, 158, 3802. — L e h m a n R. H., R i c e E. L. (1972). Effect of deficiencies of nitrogen, potassium and sulfur on chlorogenic acid and scopolin in sunflower. Amer. Madland. Natur., 87, 1.— M e r a v ý L. [(1974) 1977]. Phenolic compounds of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) and the effect of calcium deficiency on their content. Acta Univ. Carol. Biol., 4 : 205.— R a j a g o p a l V., R a o I. (1973). Changes in phenolic compounds of the shoot apices of nitrogendeficien tomato plants (*Lycopersicum esculentum* Mill.). Ind. J. Exp. Biol., 11, 6. — R e d o l f i P. A., C a n t i s a n i S. P. (1978). Unusual phenolic compounds in the hypersensitive reaction of *Gomphrena globosa* to tomato bushy stund virus. Phytopathol. Z., 93, 4. — R o s s i t e r R. C., B a r r o w N. J. (1972). Physiological and ecological studies on the oestrogenic isoflavones in subterranean clover (*T. subterraneum* L.). IX. Effects of sulphur supply. Austr. J. Agr. Res., 23, 3. — S w a i n T., H i l l i s W. E. (1959). The phenolic constituents of *Prunus domestica*. 1. The quantitative analisis at phenolic constituents. J. Sci. Food Agric., 10, 1. — T i n g e y D. T., F i t e s R. C., W i c k l i f f C. (1976). Differential foliar sensitivity of soybean cultivars to ozone associated with differential enzyme activities. Physiol. Plant., 37, 1. — T r o n c h e t J. (1961). Comparison par cromatographic sur papier des flavonoides de plants temoins et gibberellines (*Mercurialis annua* et *Lactuca saligna*). Ann. Sci. Univ. Besancon. Bot., 17. — W a l k e r J. R. L. (1973). Positive feedback mechanisms and plant disease. Mauri ora, 1.

Ботанический институт,
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IX 1980.

SUMMARY

The influence of high concentrations of the teratogeneously active nickel, chrome, boron upon the summary content of phenolic compounds in the leaves and roots of *Helianthus annuus* has been investigated. An increase in the phenolic content has been observed in the plants grown in the environments with high concentrations of the studied microelements. An increase in the phenolic content discovered in the plant leaves before the appearance of the distinct characters of oppression and before the teratogeneous effect of microelements becomes apparent, conforms to the priority of the phenolic exchange anomalities in relation to the growth and development of organism. The data received are adduced in the discussion on the interrelation of the concentration of phenole in plant tissues and the induction of the formative changes in plants, caused by the extremal conditions of mineral nutrition and some other factors.

УДК 581.5 : 582.33 : 581.526.33 (571.16)

В. И. Валуцкий

К ЭКОЛОГИИ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ НА ВЕРХОВЫХ БОЛОТАХ ВАСЮГАНЬЯ

V. I. VALUTSKY. TO THE ECOLOGY OF HEPATIC MOSSES IN THE RAISED BOGS OF VASYUGANYE

Выявлен видовой состав и описаны особенности экологии 10 видов печеночных мхов, обитающих в сообществах грядово-мочажинных комплексов одного из болотных массивов Восточного Васюганья (Томская обл.). Выделены три группы печеночников по приуроченности к местообитаниям с высоким, низким и средним уровнями воды, выявлена группа наиболее массовых и обильных видов. Для некоторых видов характерна широкая амплитуда по увлажненности субстрата. По отношению к реакции среды все печеночники проявляют себя как ацидофилы. Показан характер произрастания печеночников в моховом ковре, анализируется их встречаемость и обилие. Печеночные мхи являются постоянными компонентами сообществ, играют заметную роль в растительном покрове верховых болот.

Печеночные мхи в связи с малыми размерами и слабой конкурентоспособностью не могут быть сравнимы с цветковыми растениями и листостебельными мхами по их роли в растительном покрове. Но в определенных условиях в некоторых сообществах полярных пустынь, тундровой и таежной зон фитоценотическая роль печеночников достаточно заметна (Городков, 1956, 1958; Рыковский, 1969; Ладыженская, Жукова, 1971; Шляков, 1973, 1975; Жукова, 1973; Жукова, Катенин, 1975; Жукова, Сумина, 1976). Исследованиями отечественных болотоведов (Цинзерлинг, 1938; Богдановская-Гиенэф, 1956, 1969) показано определенное значение печеночников в сложении и динамике растительности болот европейской части СССР.

На обширной территории Западной Сибири не проводили планомерного изучения флоры и экологии печеночных мхов, опубликованы лишь единичные работы, содержащие списки печеночников из отдельных районов и краткие общие сведения о пунктах сбора и субстрате (Короткевич, 1965; Зиновьева, 1973). Обзор видового состава печеночников Севера СССР, включая и северную часть Западной Сибири, проведен Р. Н. Шляковым (1973). Большой интерес представляет новая работа этого автора — серия выпусков руководства для определения печеночных мхов, три из которых уже вышли из печати (Шляков, 1976, 1979, 1980). В геоботанических работах, посвященных исследованию растительности западносибирских болот, сведения о печеночниках и их экологии обычно отсутствуют (лишь редко упоминаются 1—2 вида из числа самых распространенных).

Целью нашей работы было выявление видового состава печеночных мхов, выяснение основных черт экологии и роли печеночников в сложении растительного покрова на примере одного из южнотаежных верховых болот, входящих в систему Васюганья.

Гербарный материал (свыше 200 образцов) был собран на Иксинском болотном массиве, расположенном в междуречье Шегарки и Иксы (Бакчарский р-н Томской обл.). Здесь мы проводили детальные исследования структуры сообществ с использованием трансект, заложенных на стационарных участках грядово-мочажинных комплексов в центральной и склоновой частях болотного массива. Подробная характеристика этих сообществ опубликована ранее (Храмов, Валуцкий, 1977). Ленточные трансекты, состоящие из примыкающих друг

к другу площадок размером 50×50 см, закладывали в наиболее типичных участках комплекса перпендикулярно направлению длинной оси мочажин. Моховой ярус на площадках детально картировали, и во всех случаях неоднородности покрова из каждого контура (визуально отличимого пятна) отбирали образцы листостебельных мхов, лишайников и печеночников, определяли проективное покрытие видов. На каждой площадке внимательно просматривали моховой покров с целью обнаружения печеночников даже в очень незначительных количествах. На трансектах с привязкой к площадкам отбирали пробы на водоросли, проводили замеры элементов микро- и нанорельефа, глубин уровней воды. Были исследованы (с меньшей детальностью) агрохимические свойства и pH корнеобитаемого горизонта торфяной почвы. Замеры уровней воды проводили с начала июля по 10 IX 1971 г. в трех смотровых колодцах (на гряде, в центрах обширной и небольшой мочажин), расположенных рядом с трансектами. Одновременно замеряли уровни воды в небольших временных скважинах на разных элементах нанорельефа. Такие замеры проводили через 6—7 дней одновременно по всем колодцам и дополнительным точкам. В расчет не принимали данных по уровням воды, если за 1—3 дня до наблюдения выпадали обильные дожди. Вычисляли средние за период наблюдений глубины уровней воды и их колебания.

Бо́льшая часть сборов печеночников была определена автором, а часть наиболее трудных или сомнительных образцов была проверена либо определена Р. Н. Шляковым, им же были прокомментированы некоторые таксоны.[1] За большую помощь и внимание приношу Р. Н. Шлякову глубокую благодарность.

Список печеночных мхов с Иксинского болота насчитывает 10 видов, относящихся к 6 семействам и 7 родам. Из них 9 видов — с листостебельным гаметофором, 1 — слоевищный.

В исследованной части Иксинского болотного массива олиготрофная растительность носит комплексный характер: на сравнительно дренированных грядах преобладают сосново-кустарничково-сфагновые сообщества с эдификатором *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., а в обводненных мочажинах — шейхцериево-сфагновые или осоково-сфагновые фитоценозы с *Scheuchzeria palustris* L., *Carex limosa* L., *Sphagnum majus* (Russ.) C. Jens., *S. papillosum* Lindb., *S. balticum* (Russ.) C. Jens. Здесь грядово-мочажинный комплекс подразделяется на два варианта: 1) с крупными плоскими мочажинами и редко отстоящими друг от друга очень длинными и иногда прерывистыми грядами (грядово-крупномочажинный комплекс, соотношение площадей гряд и мочажин 1 : 4); 2) с более короткими и узкими, часто корытовидными мочажинами и относительно густой сетью гряд (грядово-мелкомочажинный комплекс, соотношение площадей гряд и мочажин 1 : 2). Для первого варианта характерна более высокая обводненность мочажин, чем для второго. Между вариантами комплекса наблюдаются определенные различия в растительном покрове мочажин (при высоком сходстве растительности гряд): на грядово-крупномочажинном комплексе преобладают сообщества с доминированием *Sphagnum majus*, *S. papillosum*, а на грядово-мелкомочажинном — *S. balticum*, либо *S. balticum* и *S. majus*.

Экологические условия на участках грядово-мочажинных комплексов характеризуются в целом чрезмерным увлажнением корнеобитаемого горизонта торфяной почвы (0—25 см), очень кислой и бедной элементами питания средой. Показатели агрохимических свойств торфяных почв на повышениях и в понижениях микрорельефа на исследованных участках болотного массива представлены в табл. 1.

Список видов печеночников и их встречаемость (в целом на 1252 площадках всех трансект) приведены в табл. 2. Печеночные мхи отмечены на 438 площадках, что составляет 35% общего их числа. Из таблицы следует, что в пределах грядово-мочажинных комплексов встречаемость печеночников различна. В результате анализа данных выделилось 5 наиболее массовых и обильных видов. Первое место занимает *Cladopodiella fluitans* (коэффициент встречаемости 22%), затем идут *Calypogeia sphagnicola* (16%), *Mylia anomala* (15%), *Gymnocolea*

[1] На основании обработки наших образцов одного из видов рода *Cephaloziella* Р. Н. Шляков описал новый для науки вид — *C. violacea* Schljak. (Шляков, 1978а).

ТАБЛИЦА 1

Показатели агрохимических свойств торфяных почв грядово-мочажинных комплексов на Иксинском болотном массиве

Участок комплекса	Элемент микрорельефа	Глубина слоя торфа, см	Зольность, %	pH солевой	Гидролитическая кислотность	Сумма обменных оснований	K_2O, %	N общий, %	P_2O_5, %	Степень насыщенности основаниями, %
					мг/экв на 100 г почвы					
Грядово-крупномочажинный	Мочажина	0—25	2.90	3.43	125.26	56.53	0.06	0.99	0.175	31.10
	Гряда	0—25	1.98	2.72	191.62	68.09	0.10	0.44	0.172	26.23
Грядово-мелкомочажинный	Мочажина	0—25	3.32	3.23	123.91	66.76	0.04	0.91	0.145	35.01
	Гряда	0—25	1.73	2.57	216.54	64.13	0.10	0.27	0.107	22.85

ТАБЛИЦА 2

Виды печеночников и их встречаемость на трансектах в пределах грядово-мочажинных комплексов Иксинского болотного массива (за 100% принято общее число площадок на трансектах, равное 1252)

Вид	Встречаемость	
	абсолютная	%
Riccardia latifrons (Lindb.) Lindb.	2	0.1
Calypogeia sphagnicola (Arn. et Perss.) Warnst. et Loeske *	201	16.0
C. muellerana (Schiffn.) K. Müll.	36	3.0
Cephalozia lunulifolia (Dum.) Dum.	6	0.5
C. connivens (Dicks.) Spruce	36	3.0
Cladopodiella fluitans (Nees) Buch.	276	22.0
Cephaloziella elachista (Jack.) Schiffn.	75	6.0
C. violacea Schljak.	24	2.0
Gymnocolea inflata (Huds.) Dum.	101	8.0
Mylia anomala (Hook.) Gray	186	15.0

* Этот вид рассматривается Р. Н. Шляковым (1978б, 1979) как болотная форма (*f. sphagnicola* (Arn. et Perss.) Schljak.) полиморфного вида *C. muellerana* (Schiffn.) K. Müll.

inflata (8%) и *Cephaloziella elachista* (6%). Остальные виды имеют очень небольшое обилие, встречаемость их низка (0.1—3.0%).

По количеству видов, обнаруженных на двух вариантах грядово-мочажинного комплекса, отличающихся по микрорельефу, условиям увлажнения и растительному покрову, имеются лишь некоторые несущественные отличия. На грядово-крупномочажинном комплексе представлены все 10 видов печеночников, а на грядово-мелкомочажинном — только 7 (табл. 3). Отсутствующие на втором варианте комплекса виды (*Riccardia latifrons*, *Cephalozia lunulifolia*, *C. connivens*) — редкие и малообильные печеночники, и то обстоятельство, что они не обнаружены здесь, может быть объяснено случайными причинами (просмотр при сборе, отсутствие на данной пробной площади подходящего субстрата и др.). Общие для двух вариантов комплекса 7 видов являются наиболее массовыми и обильными, приуроченными главным образом к мочажинам.

На исследованном участке болота разнообразны формы нанорельефа в пределах более крупных элементов микрорельефа (или их частей). Мы проводили типизацию форм нанорельефа (схема здесь не приводится), в результате чего для каждого из 6 типов сделана привязка к той или иной части элемента микрорельефа (к центральной, средней, краевой частям мочажин, склонам, вершинам гряд и др.), а также к средним за сезон глубинам уровня воды. В целом для грядово-мочажинного комплекса распределение печеночников по элементам микрорельефа с учетом встречаемости приведено в табл. 4. По краям мочажин, склонам гряд и низким деградирующим грядам встречается по 8 видов. В местообитаниях центра мочажин отмечено 7, в средних частях мочажин — 6 видов,

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость (%) печеночных мхов по элементам микрорельефа в двух вариантах грядово-мочажинного комплекса

Элемент микрорельефа	*Riccardia latifrons*	*Calypogeia sphagnicola*	*Calypogeia muelleriana*	*Cephalozia lunulifolia*	*Cephalozia connivens*	*Cladopodiella fluitans*	*Cephaloziella elachista*	*Cephaloziella violacea*	*Gymnocolea inflata*	*Mylia anomala*
Грядово-крупномочажинный комплекс										
Центр мочажины	—	6.8	1.6	—	—	13.1	2.4	—	7.5	—
Средняя часть мочажины	—	3.3	0.6	—	—	3.0	—	—	0.9	0.6
Край мочажины	—	5.4	0.5	—	1.0	5.0	0.3	0.3	1.8	1.6
Склон гряды	—	0.5	0.4	0.5	1.0	0.3	0.8	0.8	—	4.0
Вершина гряды	—	0.3	—	0.3	2.0	—	0.9	—	—	4.6
Деградирующая гряда	0.9	1.5	0.5	—	0.5	1.8	0.9	0.5	—	1.5
Грядово-мелкомочажинный комплекс										
Центр мочажины	—	10.2	—	—	—	16.2	5.3	2.7	4.4	3.1
Средняя часть мочажины	—	2.0	1.5	—	—	2.9	0.4	—	—	1.5
Край мочажины	—	0.9	—	—	—	0.9	0.9	—	—	3.3
Склон гряды	—	0.2	—	—	—	0.2	0.4	—	—	2.7
Вершина гряды	—	—	—	—	—	—	0.4	—	—	8.6

На вершинах высоких гряд и бугорков отмечено всего 5 видов печеночников. Больше всего печеночников в нанопонижениях с водой у поверхности, а также на участках с ровной поверхностью мохового покрова, приуроченных к центру мочажин. Здесь отдельные виды имеют покрытие до 35—47%. Несколько меньшее обилие печеночников отмечено на тех же формах нанорельефа в средних и краевых зонах мочажин. Необходимо подчеркнуть следующую особенность в распределении печеночников. Такие местообитания в центре мочажин, как нанопонижения с пятнами обнаженного торфа, находящиеся под постоянным слоем воды, заселены ими слабо. Хотя здесь и отсутствует конкуренция со стороны сфагновых мхов, но печеночники растут лишь единичными экземплярами и отдельными небольшими пучками. По-видимому, ограничивающим экологическим фактором для них является постоянный застой воды и связанная с этим анаэробность среды.

Ввиду того что на верховых комплексных болотах наблюдается, по выражению Ю. Д. Цинзерлинга (1938 : 357), различная «степень избыточности влаж-

ТАБЛИЦА 4

Распределение печеночных мхов по элементам микрорельефа на участках грядово-мочажинных комплексов

Вид	Мочажина			Высокая гряда		Деградирующая гряда
	центр	средняя часть	край	склон	вершина	
Riccardia latifrons	—	—	—	—	—	+
Calypogeia sphagnicola	+++	++	++	+	+	+
C. muellerana	+	+	+	+	—	+
Cephalozia lunulifolia	—	—	—	+	+	—
C. connivens	—	—	+	+	++	+
Cladopodiella fluitans	++++	++	++	+	—	++
Cephaloziella elachista	++	+	+	+	+	+
C. violacea	+	—	+	+	—	+
Gymnocolea inflata	+++	+	++	—	—	—
Mylia anomala	++	+	++	++	+++	+

Примечание. + — коэффициент встречаемости 0.1—1.0, ++ — 1.1—5.0, +++ — 5.1—10.0, ++++ —10.1—15.0%.

ности», обусловленная микрорельефом, интересно, как распределены печеночники в зависимости от уровней воды. Мы проанализировали встречаемость печеночных мхов в местообитаниях с разными уровнями воды. В табл. 5 приведены средние за летний сезон амплитуды глубин уровней воды и встречаемость видов в соответствующих местообитаниях. Из данных таблицы видно, что большинство печеночников в условиях олиготрофного болота растет на различных по увлажнению субстратах. Мы полагаем, что наиболее оптимальны по влажности для них — местообитания с наиболее высокой встречаемостью вида.

ТАБЛИЦА 5

Встречаемость печеночников в местообитаниях с разными условиями увлажнения субстрата в грядово-мочажинном комплексе

Вид	Элемент микрорельефа	Амплитуда уровня воды, см	Встречаемость вида, %
Riccardia latifrons	ДГ	(—26)—(—45)	100
Calypogeia sphagnicola	ОЦ, КЧ	(+2)—(—12)	82
	СЧ, ДГ	(—13)—(—25)	14
	СГ, КЧ	(—26)—(—45)	4
Calypogeia muellerana	ОЦ, СЧ	(+2)—(—12)	60
	СЧ, ДГ	(—13)—(—25)	40
Cephalozia lunulifolia	СГ, КЧ	(—13)—(—25)	67
	ВГ	(—26)—(—45)	33
Cephalozia connivens	КЧ	(+2)—(—12)	16
	СГ, ДГ	(—13)—(—25)	30
	ВГ	(—26)—(—45)	54
Cladopodiella fluitans	ОЦ, КЧ	(+2)—(—12)	88
	СЧ, ДГ	(—13)—(—25)	11
	КЧ	(—26)—(—45)	1
Cephaloziella elachista	ОЦ	(+2)—(—12)	66
	СГ, ДГ	(—13)—(—25)	20
	ВГ	(—26)—(—45)	14
Cephaloziella violacea	ОЦ	(+2)—(—12)	58
	СГ, ДГ	(—13)—(—25)	42
Gymnocolea inflata	ОЦ	(+2)—(—12)	98
	СЧ, КЧ	(—13)—(—25)	2
Mylia anomala	ОЦ, КЧ	(+2)—(—12)	14
	СГ, КЧ	(—13)—(—25)	36
	ВГ, ДГ	(—26)—(—45)	50

Примечание. ОЦ — обводненный центр мочажины, СЧ — средняя часть мочажины, КЧ—краевая часть мочажины, СГ — склон гряды, ВГ — вершина гряды, ДГ — деградирующая гряда.

Цинзерлинг (1938) предложил подразделять олиготрофные сфагновые мхи по отношению к условиям увлажнения на три группы: 1) приуроченные к сильному увлажнению, 2) к средним условиям увлажнения и 3) свойственные наименьшей степени увлажнения. В принципе это подразделение можно применить и к печеночным мхам. На основании анализа данных табл. 3—5 мы выделяем следующие 3 группы печеночных мхов.

1) Виды, приуроченные преимущественно к сильно увлажненным местообитаниям, растущие в основном в мочажинах (в первую очередь в обводненном центре) — в нанопонижениях с водой у поверхности и на участках с ровной поверхностью мохового ковра. Глубина уровня воды от +2 до —12 см. В эту группу входят *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Calypogeia sphagnicola*, *C. muellerana*, *Cephaloziella elachista*, *C. violacea*. Эти виды в заметном обилии растут также на средних и краевых частях мочажин.

2) Виды, приуроченные на болотах к условиям наименьшего увлажнения, обитающие на повышениях микрорельефа (на вершинах гряд, на высоких моховых кочках в краевых частях мочажин). Глубина уровня воды от —26 до —45 см (иногда —50 см). К этой группе относятся *Mylia anomala*, *Cephalozia connivens*, *Riccardia latifrons*.

3) Виды, свойственные местообитаниям промежуточных (средних) условий увлажнения с уровнями воды от —13 до —25 см. Этим условиям соответствуют поверхности плоских сфагновых подушек в средних и краевых частях мочажин,

склонов высоких гряд, вершин деградирующих гряд. К этой группе отнесен один вид — *Cephalozia lunulifolia*. В условиях среднего увлажнения достаточно часто отмечали отнесенные к другим группам *Mylia anomala*, *Calypogeia muellerana*, *Cephaloziella violacea*.

При сравнении литературных данных по экологии рассматриваемых видов (Савич, Ладыженская, 1936; Ладыженская, Зенкова, 1955; Müller, 1956; Weymar, 1962; Зеров, 1964; Grochowska, 1971; Шляков, 1976, 1979, 1980) с полученными нами выявлены некоторые различия. По нашим данным, ряд печеночников (*Calypogeia sphagnicola*, *C. muellerana*, *Cephalozia connivens*, *Cephaloziella elachista*) успешно развивается в условиях более влажных, даже избыточно обводненных, вследствие чего их экологическую амплитуду следует считать более широкой.

Кислотность верхнего слоя субстрата (0—10 см) в местообитаниях, где растут печеночники, колеблется незначительно как на грядах (рН от 2.50 до 2.85), так и в мочажинах (от 2.90 до 3.15). По отношению к реакции среды все виды печеночников в данных условиях могут быть отнесены к группе ацидофилов.

Большинство рассматриваемых печеночников произрастает среди сфагновых и зеленых мхов, а также и среди лишайников отдельными побегами или в виде «пучков», «прядей». Как примесь печеночные мхи растут среди стеблей или на поверхности ковра 10 видов сфагнов, 7 видов зеленых мхов и 10 видов лишайников. Наиболее часто встречаются они как примесь к *Sphagnum papillosum*, *S. balticum*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. jensenii*, *Pleurozium schreberi*, *Drepanocladus fluitans*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. fimbriata*, *C. cenotea*. Только единичные виды печеночников (*Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Mylia anomala*) образуют нередко почти чистые одно- или двухвидовые пятна. Такие пятна представляют собой ценозы ассоциаций Rhynchospora alba — Jungermanniae, R. alba — Sphagnum papillosum+Jungermanniae, R. alba — S. majus+Jungermanniae (в мочажинах) и Chamaedaphne calyculata+Ledum palustre — Cladinae+Mylia anomala, Andromeda polifolia+Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum+Mylia anomala (на грядах).

Мочажины — это полуводные местообитания, и поэтому в них наблюдается массовое развитие водорослей, особенно в пятнах печеночников. Вместе с печеночными мхами часто и в большом обилии встречаются диатомовые (представители 4 родов) и зеленые водоросли из класса *Conjugatophyceae* (виды из 9 родов).[2] Чаще всего отмечались виды родов *Eunotia*, *Navicula* (диатомовые), *Penium*, *Cylindrocystis*, *Microspora*, *Oedogonium*, *Cosmarium* (зеленые водоросли). Большинство отмеченных водорослей — индикаторы высокой обводненности местообитаний. В экологическом отношении водоросли в мочажинах не образуют четкой группы: наряду с облигатными гидрофилами сюда входят и аэрофильные виды. Обилие представителей рода *Eunotia* свидетельствует об олиготрофности условий обитания (Зауер, 1950).

Некоторым из рассматриваемых печеночных мхов свойственны более или менее заметные морфологические отличия от типичных растений, признаки которых приводятся в диагнозах видов в определителях. Так, например, у самого распространенного печеночника *Cladopodiella fluitans* часто наблюдается развитие многочисленных длинных и тонких, слабо разветвленных вегетативных побегов (флагелл), редко облиственных, с мелкими листьями. Флагеллы образуют часто наблюдаемые пряди, пучки, войлок — своеобразные формы роста этого вида. В ряде случаев отмечено развитие тонких безлистных побегов — столонов. Только при плагиотропной форме роста стеблей этого вида нередко встречаются сформировавшиеся спорогоны с развитыми периантиями и коробочками. В случае ортотропной формы роста спорогоны (в том числе с периантиями) отмечены единично. Только у побегов плагиотропного облика формируются на концах стеблей и ветвей защитные образования вокруг развивающихся спорогонов — головчато расширенные и окруженные листьями стеблевые колпачки. В распростертых или плавающих дерновинках этого печеночника

---

[2] Определение водорослей проведено старшим научным сотрудником лаборатории низших растений ЦСБС СО АН СССР Т. А. Сафоновой.

наблюдается необычно массовое развитие андроциев — колосовидных антеридиальных ветвей зеленовато-черного цвета, благодаря которым поверхность пятен приобретает как бы обгоревший вид.

Отметим некоторые особенности распределения, экологии, форм роста изученных печеночных мхов. Для видов *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Galypogeia muellerana*, *C. sphagnicola*, *Cephaloziella elachista*, *C. violacea*, *Mylia anomala* в условиях верхового болота более или менее ясно прослеживаются две формы роста побегов — ортотропная и плагиотропная, возникающие под влиянием локальных условий среды. В случае поселения печеночников среди сфагновых и зеленых мхов, других печеночников, лишайников в условиях затенения, равномерного увлажнения и угнетающего влияния со стороны основных видов формируются побеги печеночников ортотропного облика, т. е. растущие в вертикальном (или близком к нему) направлении. Стебли тонкие, длинные, нередко нитевидные, слабо разветвленные, разреженно облиственные, светло-зеленой или буровато-зеленой окраски. Побеги встречаются как единично, так и массово, часто образуют довольно длинные пряди, пучки, рыхлый войлок. Растения такого типа отмечены на разных элементах микро- и нанорельефа, всегда приурочены к живому моховому покрову, обычно достаточно рыхлому, который и является своеобразным субстратом для них.

Вторая форма роста — образование плагиотропных побегов, стелющихся по поверхности субстрата, или же слабо приподнимающихся над ней. Стебли обычно несколько утолщенные, обильно ветвящиеся, изогнутые, укороченные, гуще облиственные. На поперечном срезе стеблей и ветвей ясно выражен слой коровых клеток. Побеги более темной окраски, часто с бурым и черным оттенками. Такие распростертые и переплетающиеся побеги в массе образуют нередко чистые одновидовые или из смеси 2—3 видов низкие пленкообразные коврики или налет на субстрате. Формируются такие пятна печеночников на различных элементах микрорельефа, но всегда в тех местах, где сфагновый покров очень сильно разрежен или полностью отсутствует. Субстратом здесь обычно служит слабо- и среднеразложившийся торф, отмершие или сильно угнетенные сфагновые мхи, реже — остатки кустарничков и трав.

Типичными для грядово-мочажинных комплексов следует считать обе формы роста побегов печеночников, хотя встречаемость в образцах и на площадках побегов ортотропной формы несколько выше. В ряде случаев в одном микроместообитании некоторых печеночников встречались вместе побеги той и другой форм роста. Развитие спорогонов отмечено в основном только у печеночников плагиотропной формы роста. В целом можно отметить слабое развитие генеративных органов, частую их недоразвитость. Вместе с тем следует подчеркнуть большую роль вегетативного размножения печеночников в условиях болота, осуществляющегося при помощи флагелл, стерильных периантиев, выводковых почек.

Отмеченные особенности морфологии и формы роста печеночников обусловлены спецификой экологических условий верховых болот. Некоторые факторы среды (обилие влаги, низкие температуры, действие ветра и снега, бедность субстрата минеральными солями, высокая кислотность торфа и др.) оказываются для отдельных видов довольно жесткими. На развитие печеночных мхов влияют и такие сугубо «болотные» факторы (в том числе и фитоценотического свойства), как степень сомкнутости мохового яруса, плотность и влажность дернинок сфагновых мхов, нарастание вверх мохового ковра, наличие форм фитогенного нанорельефа и др.

Часть печеночников из числа рассмотренных характеризуется широким распространением на болотном массиве, высокой встречаемостью, значительным обилием и хорошей жизненностью на участках грядово-мочажинных комплексов. Это позволяет отнести к числу обычных видов для южнотаежных олиготрофных болот, кроме часто упоминаемой в литературе *Mylia anomala*, следующие виды: *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Calypogeia sphagnicola*, *Cephaloziella elachista*, *Cephalozia connivens*. Печеночники входят в состав более чем половины общего числа ассоциаций, зарегистрированных на исследованной части Иксинского болотного массива. В нескольких сообществах грядово-мочажинных комплексов они играют роль содоминантов и даже доминантов.

Таким образом, рассмотренные печеночные мхи достаточно хорошо приспо-

соблены к специфическим условиям олиготрофных болот. Их распределение и обилие в значительной степени определяются микро- и нанорельефом и увлажнением. Печеночники являются заметными и постоянными компонентами растительного покрова комплексных верховых болот Восточного Васюганья.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1956). О некоторых регрессивных явлениях на верховых болотах. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву — к 75-летию со дня рождения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1969). Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистово-Ловатского массива. Л., Наука. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Городков Б. Н. (1958). Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Жукова А. Л. (1973). Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., Наука.— Жукова А. Л., Катенин А. Е. (1975). К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. Бот. ж., 60, 9. — Жукова А. Л., Сумина О. И. (1976). К флоре печеночных мхов массивов байджарахов острова Котельного (Новосибирские острова). Бот. ж., 61, 4. — Зауер Л. М. (1950). Некоторые данные о водорослях верховых болот. Бот. ж., 35, 6. — Зеров Д. К. (1964). Флора печiночних i сфагнових мохiв України. Київ, Наукова думка. — Зиновьева Л. А. (1973). К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала. В кн.: Морфологические и функциональные исследвания по ботанике и зоологии. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 263. — Короткевич Л. С. (1965). Печеночные мхи из окрестностей г. Тобольска. Нов. сист. низш. раст., 2. Л., Наука. — Ладыженская К. И., Жукова А. Л. (1971). Эколого-морфологические особенности печеночных мхов в условиях высокоширотной Арктики. Экология, 3. — Ладыженская К. И., Зенкова Е. Я. (1955). К экологии рода *Mylia* Gray в пределах СССР. В кн.: Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР, 10. — Рыковский Г. Ф. (1969). Мхи олиготрофных и мезотрофных болот Березинского государственного заповедника. В кн.: Экологические исследования растений. Минск, Наука и техника. — Савич Л. И., Ладыженская К. И. (1936). Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Храмов А. А., Валуцкий В. И. (1977). Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья (структура и биологическая продуктивность). Новосибирск, Наука. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. В кн.: Растительность СССР. I. М.; Л., Изд. АН СССР. — Шляков Р. Н. (1973). Некоторые результаты изучения печеночных мхов европейского и западносибирского Севера СССР. Бот. ж., 58, 10. — Шляков Р. Н. (1975). Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л., Наука. — Шляков Р. Н. (1976). Печеночные мхи Севера СССР. Антоцеротовые; печеночники: Гапломитриевые — Мецгериевые. Л., Наука. — Шляков Р. Н. (1978а). Новые виды печеночников из Сибири и Дальнего Востока. Нов. сист. низш. раст., 15. — Шляков Р. Н. (1978б). Что такое *Calypogeia sphagnicola* (Arn. et Perss.) Warnst. et Loeske? Нов. сист. низш. раст., 15. — Шляков Р. Н. (1979). Печеночные мхи Севера СССР. 2. Печеночники: Гербертовые — Геокаликсовые. Л., Наука. — Шляков Р. Н. (1980). Печеночные мхи Севера СССР. 3. Печеночники: Лофозиевые, Мезоптихиевые. Л., Наука. — Grochowska I. R. (1971). Bryophyta, II. *Hepaticae* — Watrobowce. Flora slodkowodna polski, 17. Krakow. — Müller K. (1956). Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. VI B., 3. Auflage. Lieferung 6. Leipzig. — Weymar H. (1962). Buch der Moose. Standort, Morphologie und Systematik der in Deutschland verbreitetsten Laub- und Lebermoose. 2. Auflage. Radebeul und Berlin. Neumann Verlag.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 III 1980.

SUMMARY

In the plant communities of the oligotrophic bogs 10 species of the hepatic mosses have been found in the plots of the hollow-ridge complexes. The most frequent and richest species are: *Cladopodiella fluitans*, *Calypogeia sphagnicola*, *Mylia anomala*, *Cephaloziella elachista*. The most frequent occurrence of the hepatics is noted in the central parts of the hollows, whereas they are the least frequent on the tops of the ridges. 6 special out of 10 are confined to the habitats of intensive, 3 species — of the least, and 1 species — of average moisturing of the substrate. The ecological amplitude of the substrate moisturing of some species has to be widened as compared to that accepted in literature. The particularities of the morphology and growth habits of the hepatics are brought about by the peculiar ecology of the raised bogs as well as by the influence of the phytocoenotical factors. In the area studied the hepatic mosses are the constant component of the vegetational cover of the complex raised bogs. Their distribution and abundance to a great extent depend on the degree of moisturing.

УДК 581.49 : 581.1

И. Чатски, Я. Плесканка, Я. Поспишилова, Я. Соларова, И. Тиха

РЕГУЛИРОВАНИЕ ДИФФУЗИОННОЙ ПРОВОДИМОСТИ УСТЬИЦ БИОЛОГИЧЕСКИМИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ

J. CATSKY, J. PLESKANKA, J. POSPISILOVÁ, J. SOLÁROVÁ, I. TICHÁ.
CONTROL OF THE EPIDERMAL DIFFUSIVE CONDUCTIVITY BY THE BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FACTORS

Приводятся результаты исследования и теоретический анализ одновременного действия плотности потока фотонов, концентрации CO_2, оводненности и старения листьев на диффузионную проводимость эпидермы у первичных листьев фасоли с целью найти возможность компенсации отрицательного влияния одного из перечисленных факторов положительным влиянием других факторов.

Меняющаяся диффузионная проводимость устьиц представляет собой совершенный регуляторный механизм, оптимизирующий обмен CO_2 и водяного пара в растении. Это довольно сложный механизм, так как изменения ширины устьичных щелей должны осуществлять компромисс между противоположными требованиями растения: регулировать водный баланс листьев в соответствии с напряженностью водного режима окружающей среды и в то же время не слишком затруднять поступление CO_2 из воздуха к фотосинтезирующим центрам. Состояние устьиц зависит от многих биологических и экологических факторов: вида растения, степени развития листьев, их положения на растении, оводненности листьев, температуры листа и воздуха, концентрации CO_2, относительной влажности воздуха, плотности потока фотонов и т. д. Так как в природе многие факторы меняются одновременно, при изучении регуляции проводимости эпидермы надо уделять достаточное внимание влиянию каждого из этих факторов не только отдельно, но также при их совместном действии.

Дневной ход движения устьиц и проводимость клеток эпидермы в природных условиях следуют за изменением плотности потока фотонов, но этот «идеальный» дневной ход модифицируется действием ряда других экологических факторов.

В своих исследованиях мы изучали влияние плотности потока фотонов на диффузионную проводимость устьиц при одновременно происходящих изменениях концентрации CO_2, возраста листа растений и оводненности листьев. Цель эксперимента заключалась в получении достоверных данных о влиянии онтогенеза листа, водного потенциала и концентрации CO_2 на «световые кривые» эпидермальной проводимости, а также в выяснении возможности компенсации отрицательного влиния одного фактора положительным влиянием других.

Материал и методика

Растения фасоли *Phaseolus vulgaris* L. сорт Jantar выращивали в климатической камере CEL 37—14, Sherer в сосудах с песком и питательным раствором. Световой период составлял 16 ч, ФАР — 400—700 нм, 300 мкЭйнштейн $\cdot м^{-2} \cdot с^{-1}$. Относительная влажность воздуха была 60/80%, температура — 24/16° С, концентрация CO_2 естественная.

Исследования проводили ежедневно в течение всего онтогенеза первичных листьев фасоли со времени их появления (5—7-й дни после посева) до пожелте-

ния и опадения. Главным объектом исследования были растения, у которых не изменялась освещенность первичных листьев. Для этого вторичные листья отклонялись и фиксировались в положении, при котором они не затеняли первичные. Одновременно были выращены растения с нормально развивающимися вторичными листьями и растения, повторно декапитированные. Было установлено, что продолжительность жизни первичных листьев, находившихся при постоянной облученности, на 2—5 дней длиннее, чем у первичных листьев, развивающихся при понижающейся облученности под вторичными листьями. Первичные листья декапитированных растений жили еще на 9—14 дней дольше. На развитие этих листьев влияли не только постоянная плотность потока фотонов, но также нарушение апикального доминирования и отношения между местами синтеза и потребления ассимилятов. Кроме того, продолжительность жизни первичных листьев зависела от времени года, в которое высевали растения. Весной и летом при постоянном освещении они отмирали через 30—34, а осенью и зимой — через 28—31 день.

Водный дефицит в растениях вызывался понижением влажности субстрата после прекращения полива, и завядающие растения в течение опыта сравнивали с контрольными растениями, достаточно снабженными водой. Степень завядания листьев характеризовалась следующими величинами: водным дефицитом, осмотическим и тургорным потенциалами. Водный дефицит измеряли гравиметрически (Čatský, 1965), водный и осмотический потенциалы — психрометрически (Pospíšilová, 1975). Тургорный потенциал вычисляли по разнице между водными и осмотическим потенциалами. В течение 5 дней завядания водный дефицит достигал в среднем 25%, водный потенциал понижался до $-12 \cdot 10^5$ Па. Осмотический потенциал у завядающих растений был немного ниже, чем у контрольных, а тургорный потенциал обычно в течение четвертого дня приближался к нулю. В качестве универсальной характеристики оводненности листа использовали величину водного потенциала, так как взаимоотношения между проводимостью эпидермы, водным, осмотическим и тургорным потенциалами и дефицитом водного насыщения близки друг к другу (Solárová et al., 1977).

В первых двух опытах диффузионную проводимость эпидермы определяли с помощью невентилированного диффузионного порометра Lambda LI-60 (Lambda Instruments Corporation, Lincoln, Nebraska, USA) с литийхлоридным датчиком, который в щипцовой листовой камере (Lambda LI-15 S) ориентирован параллельно поверхности листа. Площадь экспонированной части листа была 2 см². Измерения проводили при 25° С, относительной влажности воздуха 70% и плотности потока фотонов 60, 120, 400, 750, 980, 1200 и 1800 мкЭйнштейн$\cdot$м$^{-2}\cdot$с$^{-1}$. Продолжительность экспозиции, необходимая для достижения равновесной проводимости, была установлена в предварительных опытах.

В третьем опыте проводимость эпидермы вычисляли из газометрического определения скорости транспирации в замкнутой системе с инфракрасными газоанализаторами CO_2 и водного пара (Čatský, Tichá, 1975). Скорость транспирации определяли по разнице в абсолютной влажности воздуха на входе и на выходе сильно вентилируемой ассимиляционной камеры. Влажность входящего воздуха вымораживали до точки росы (1° С) элементом Пелтье (Sierens PK-WAK). Температуру листа определяли термоэлементами хромельконстантан 0.08 мм, плотность потока фотонов—квантовым радиометром Lambda LI-170.

Результаты и обсуждение

1. Одновременное влияние плотности потока фотонов и онтогенеза листа на диффузионную проводимость

Как видно по данным, приведенным на рис. 1, величины диффузионной проводимости эпидермы после развертывания листьев постепенно возрастали, несмотря на то что выравнивание поверхности листьев способствовало тому, что в камере порометра измеряли постепенно уменьшающуюся площадь эпидермы листа, поэтому диффузионная проводимость устьиц на единицу площади листа постепенно возрастала более значительно, чем показывают приведенные

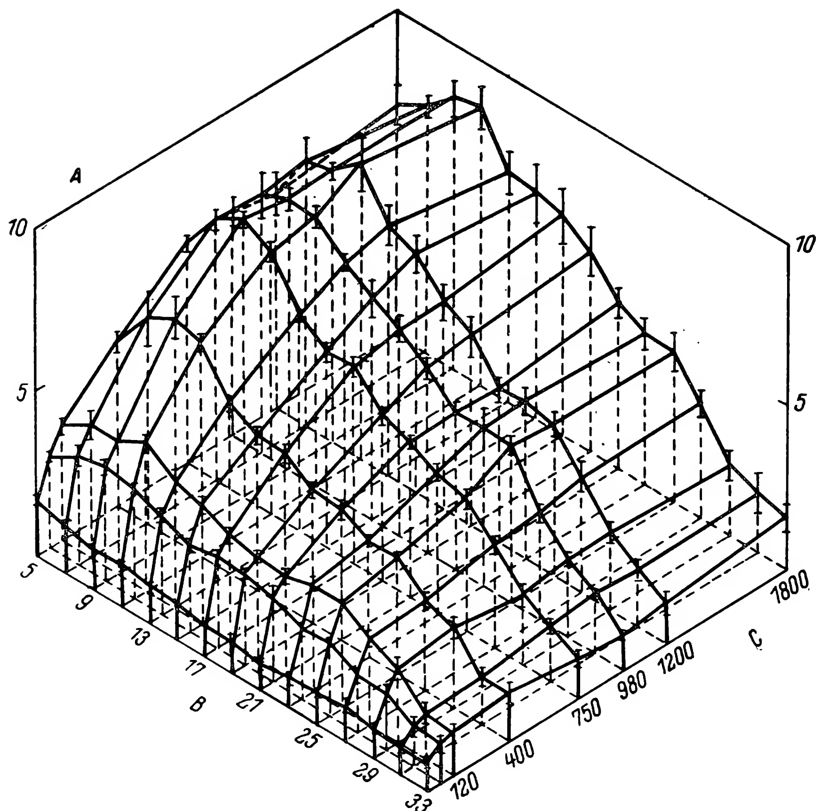


Рис. 1. Влияние плотности потока фотонов на диффузионную проводимость эпидермы (верхняя + нижняя) в онтогенезе листьев фасоли.

На осях: *A* — диффузионная проводимость эпидермы ($\times 10^{-3}$ мс$^{-1}$), *B* — время после посева (сутки), *C* — плотность потока фотонов (мкЭйнштейн·м$^{-2}$·с$^{-1}$, 400—700 нм).

величины. Это объясняется увеличением размеров устьиц (Solárová, 1973) и повышением числа полностью развитых и широко открытых устьиц.

Величина диффузионной проводимости листьев достигала максимума на 9—11-й дни после посева, когда площадь листьев составляла 40—60% от максимальной. К этому времени проводимость нижней эпидермы достигала максимума, а у верхней этот максимум немного запаздывал. Полученные результаты аналогичны немногим литературным данным об изменениях диффузионной проводимости эпидермы на ранних этапах онтогенеза листьев подсолнечника (Rawson, Woodward, 1976) или кукурузы (Turner, 1969). У этих растений проводимость эпидермы оставалась максимальной вплоть до достижения максимума площади листьев, а у первичных листьев фасоли она начинала снижаться раньше. Это согласуется с результатами, полученными для вторичных листьев фасоли (Davies, 1977). Уменьшение проводимости после достижения максимума при низких плотностях потока фотонов (60 и 120 мкЭйнштейн·м$^{-2}$·с$^{-1}$) было более равномерным, чем при высоких (при высоких плотностях проводимость падала сначала быстро, а позже падение замедлялось).

При повышении плотности потока фотонов проводимость эпидермы всегда возрастала, но у стареющих листьев это нарастание проводимости происходило медленнее. Величина проводимости при насыщении светом у стареющих листьев была существенно ниже, чем у молодых.

2. Одновременное действие плотности потока фотонов и водного потенциала листа на диффузионную проводимость эпидермы

При постепенном понижении водного потенциала листовой ткани проводимость эпидермы сначала немного повышалась, вероятно, из-за уменьшения механического давления эпидермальных клеток на замыкающие клетки устьиц.

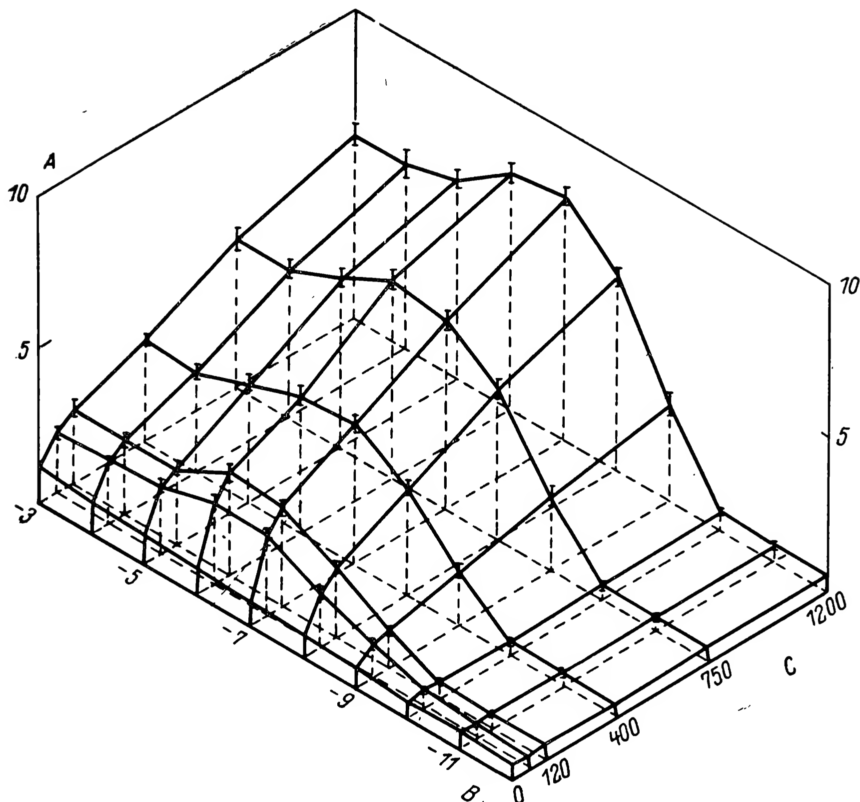


Рис. 2. Одновременное действие плотности потока фотонов на диффузионную проводимость эпидермы листьев фасоли.

На осях: *А* и *С* — то же, что на рис. 1; *В* — водный потенциал ($\times 10^5$ Па).

Она достигала максимума при водном потенциале —(6.0—7.0)$\cdot 10^5$ Па. При дальнейшем понижении водного потенциала проводимость эпидермы падала сначала постепенно, а потом резко, почти до нуля (при водном потенциале —10$\cdot 10^5$ Па и почти нулевом тургорном потенциале). Хотя при пониженной облученности характер кривых становился менее четким, падение проводимости эпидермы наблюдалось в том же самом диапазоне водного потенциала (рис. 2).

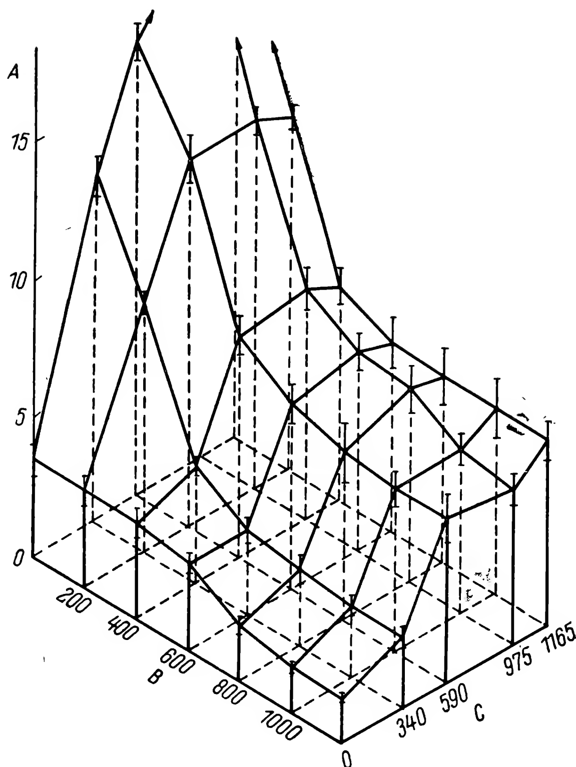
При повышении плотности потока фотонов проводимость эпидермы в пределах низких облученностей повышалась более резко, а в пределах высоких — более постепенно. При понижении водного потенциала ниже —7.0$\cdot 10^5$ Па повышение плотности потока фотонов вызывало меньшее повышение проводимости эпидермы, и при водном потенциале ниже —10$\cdot 10^5$ Па устьица не открывались даже при 1200 мкЭйнштейн$\cdot$м$^{-2}\cdot$с$^{-1}$.

Полученные результаты хорошо соответствуют данным, имеющимся в литературе. Так, например, у фасоли (Makkink, van Heemst, 1972), кукурузы и сорго (Beadle et al., 1973) критические величины водного потенциала, при которых происходило закрывание устьиц, тоже не зависели от плотности потока фотонов. Только у бобов (Kassam, 1973) при понижении плотности потока фотонов критические величины водного потенциала повышались и при очень низких облученностях. Таким образом, понижение величины водного потенциала всегда вызывало понижение проводимости устьиц. Такое же влияние завядания на световые кривые проводимости эпидермы было обнаружено у сахарной свеклы (Hansen, 1971), у помидоров, перца, огурцов и салата (van Holsteign et al., 1977).

Максимальные величины проводимости эпидермы наблюдали только при насыщающем свете и оптимальном водном потенциале. При ослаблении любого из этих факторов проводимость понижалась и одинаковые величины проводимости наблюдались как при высокой плотности потока фотонов и низком водном

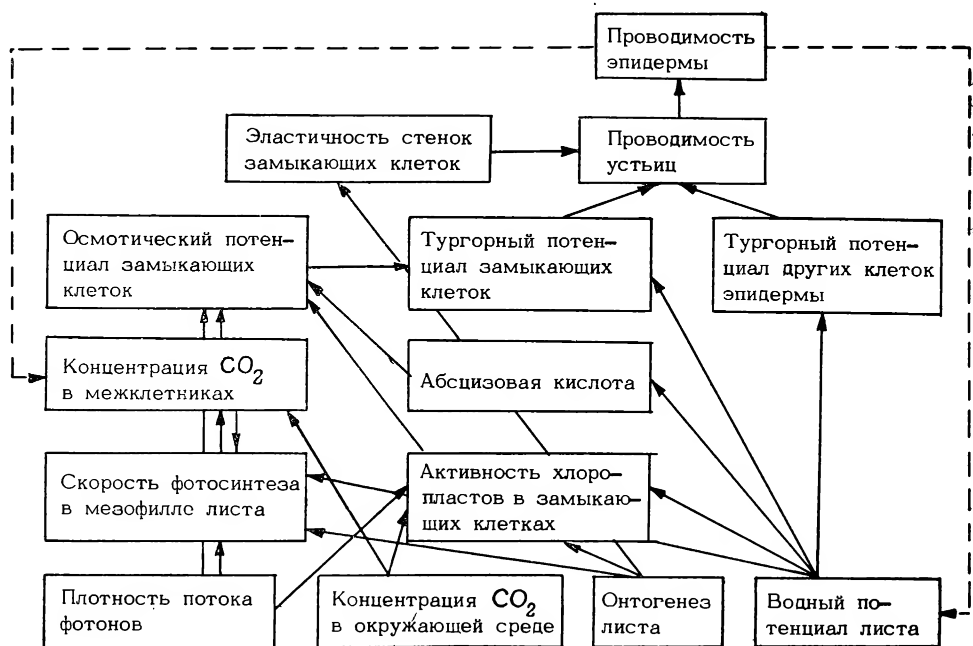
Рис. 3. Одновременное действие плотности потока фотонов и концентрации CO_2 на диффузионную проводимость эпидермы листьев фасоли.

На осях: *A* и *C* — то же, что на рис. *1*; *B* — концентрация CO_2 в воздухе ($\times 10^{-6}$ кг·м$^{-3}$).



потенциале, так и при низкой плотности потока фотонов и высоком водном потенциале. Следовательно, отрицательное влияние одного фактора было возможно компенсировать положительным влиянием другого. В соответствии с этим отрицательное влияние старения листьев можно до определенной степени компенсировать повышением плотности потока фотонов, однако максимальные величины проводимости эпидермы достигались только при насыщении светом в оптимальной фазе развития листьев. Диапазон этой компенсации ограничен. Например, при водном потенциале ниже $-10 \cdot 10^5$ Па устьица совсем не открывались и водный потенциал становился лимитирующим фактором. Более значительная компенсация отрицательного влияния пониженной плотности потока фотонов наблюдалась при пониженной концентрации CO_2 (рис. 3).

Приведенные результаты хорошо согласуются с представлениями о механизме влияния изучаемых факторов на проводимость эпидермы, схематически изображенными ниже. Как видно, изменение любого из факторов имеет своим следствием изменение разных реакций, приводящих к тому же самому результату, а именно к изменениям градиента тургорного потенциала.



3. Одновременное действие плотности потока фотонов и концентрации CO_2 на диффузионную проводимость эпидермы

Зависимость проводимости эпидермы от плотности потока фотонов, как и в предыдущих опытах, была найдена при измерениях этой величины в замкнутой системе с инфракрасным газоанализатором. Было обнаружено, что при всех плотностях потока фотонов диффузионная проводимость эпидермы повышалась при понижении концентрации CO_2. Максимальные полученные величины диффузионной проводимости (не приведенные на рис. 3) были выше, чем величины диффузионной проводимости при естественной концентрации CO_2 и других факторах, находящихся в оптимуме. Проводимость эпидермы повышалась быстрее при уменьшении концентрации CO_2 ниже естественной (т. е. ниже $600 \cdot 10^{-6}$ кг$\cdot$м$^{-3}$).

Эти результаты были получены при медленно понижающейся концентрации CO_2 во время экспозиции. Большой разброс экспериментальных точек и бóльшую погрешность средних величин можно объяснить прежде всего меньшим числом измерений в газометрической установке (по сравнению с порометром), а также нестационарными условиями даже при медленном понижении концентрации CO_2 в замкнутой системе. В предварительных опытах было установлено, что результаты этих измерений у развитых листьев хорошо совпадают с величинами диффузионной проводимости эпидермы, полученными при измерениях диффузионным порометром. У самых молодых листьев порометрические данные были на 10—20% выше.

Зависимость проводимости эпидермы от концентрации CO_2 во внешней среде подробно описана в литературе. Эта зависимость интересна именно потому, что она может помочь объяснить некоторые механизмы регулирования диффузионной проводимости эпидермы концентрацией CO_2 в межклетниках. В литературе по этому вопросу встречаются данные, свидетельствующие о корреляции между диффузионной проводимостью эпидермы и концентрацией CO_2 в межклетниках, вычисленные из одновременных измерений обмена CO_2 и водяного пара (см., например, Raschke et al., 1978; Wong et al., 1978). Наши результаты подтверждают существование корреляции между диффузионной проводимостью эпидермы и концентрацией CO_2 в межклетниках прежде всего при концентрации CO_2 ниже природной, что свидетельствует об адаптивной реакции механизма, регулирующего движение устьиц. R. Neilson и P. Jarvis (1975), однако, обнаружили, что у *Picea sitchensis* диффузионная проводимость эпидермы не зависит от концентрации CO_2 в межклетниках при температуре листа от 0 до 30° С.

В заключение можно сделать следующие выводы.

Для разработки моделей механизмов, регулирующих проводимость устьиц, и моделей переноса CO_2 внутри листа и в окружающую его атмосферу под влиянием перечисленных выше факторов были проанализированы существующие между ними взаимосвязи.

Проводимость эпидермы определяется главным образом степенью открытия устьиц и, следовательно, градиентом тургорного потенциала между замыкающими и другими клетками эпидермы, а также эластичностью стенок замыкающих клеток. Соответствующий градиент осмотического потенциала, возникающий вследствие накопления катионов калия и анионов органических кислот или хлоридов в замыкающих клетках, обеспечивает равновесие водного потенциала.

При понижении водного потенциала листа понижается и тургорный потенциал как замыкающих, так и других клеток эпидермы, и при нулевом (или близком к нулю) тургорном потенциале устьица закрываются. Водный дефицит вызывает также быстрое образование или транспорт абсцизовой кислоты, которая оказывает влияние на транспорт калия. Активность хлоропластов в замыкающих клетках может зависеть от всех исследованных факторов. Кроме того, она влияет на открытие устьиц, так как циклическое фотофосфорилирование предоставляет энергию для накопления калия. Водный потенциал, плотность потока фотонов и старение листьев влияют на активность хлоропластов в мезофилле листа и тем самым — на концентрацию CO_2 в межклетниках. Концентра-

ция CO_2 в окружающей среде прямо влияет на концентрацию CO_2 в межклетниках и косвенно — на скорость фотосинтеза клеток мезофилла листа. Хотя чувствительность устьичного аппарата к изменению внутренней концентрации CO_2 хорошо известна, определяющий ее механизм пока не вполне ясен. Вероятно, он связан с образованием анионов органических кислот. Было также установлено прямое влияние плотности потока фотонов на осмотический потенциал замыкающих клеток. Старение листьев влияет также на эластичность стенок замыкающих клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Beadle C. L., Jarvis P. G., Neilson R. E. (1979). Leaf conductance as related to xylem water potential and carbon dioxide concentration in Sitka spruce. Physiol. Plant., 45, 1. — Beadle C. L., Stevenson K. R., Neumann H. H., Thurtell G. W., King K. M. (1973). Diffusive resistance, transpiration, and photosynthesis in single leaves of corn and sorghum in relation to leaf water potential. Can. J. Plant Sci., 53, 3. — Behboudian M. H. (1977). Water relations of cucumber, tomato, and sweet pepper. Mededel. Landbouwhogesch. (Wageningen), 77, 6. — Čatský J. (1965). Leaf-disc method for determining water saturation deficit. In: Methodology of Plant Eco-Physiology. Ed. by F. E. Eckardt. UNESCO, Paris. — Čatský J., Tichá I. (1975). A closed system for measurement of photosynthesis, photorespiration and transpiration rates. Biol. Plant., 17, 6. — Davies W. J. (1977). Stomatal responses to water stress and light in plants grown in controlled environments and in the field. Crop Sci., 17, 5. — Hansen G. K. (1971). Photosynthesis, transpiration and diffusion resistance in relation to water potential in leaves during water stress. Acta Agr. Scand., 21, 3. — Holsteign H. M. C., van, Behboudian M. H., Bongers H. C. M. L. (1977). Water relation of lettuce. II. Effects of drought on gas exchange properties of two cultivars. Scientia hort., 7, 1. — Kassam A. H. (1973). The influence fo light and water deficit upon diffusive resistance of leaves of *Vicia faba* L. New Phytol., 72, 3. — Makkink G. F., Heemst H. D. J., van. (1972). De weerstand van bladeren als functie van hun watergehalte en het licht. Agr. Res. Rep. (Wageningen), 774, 1. — Neilson R. E., Jarvis P. G. (1975). Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). VI. Responses of stomata to temperature. J. Appl. Ecol., 12, 6. — Pospíšilová J. (1975). Development of water stress in kale leaves of different insertion levels. Biol. Plant., 17, 5. — Raschke K., Hanebuth W. F., Farquhar G. D. (1978). Relationship between stomatal conductance and light intensity in leaves of *Zea mays* L., derived from experiments using the mesophyll as shade. Planta, 139, 1.— Rawson H. M., Woodward R. G. (1976). Photosynthesis and transpiration in dicotyledonous plants. I. Expanding leaves of tobacco and sunflower. Aust. J. Plant Physiol., 3, 2. — Solárová J. (1973). Changes in minimal diffusive resistances of leaf epidermes during ageing of primary leaves of *Phaseolus vulgaris* L. Biol. Plant., 15, 4. — Solárová J., Václavík J., Pospišilová J. (1977). Leaf conductance and gas exchange through adaxial and abaxial surfaces in water stressed primary bean leaves. Biol. Plant., 19, 1. — Turner N. C. (1969). Stomatal resistance to transpiration in three contrasting canopies. Crop Sci., 9, 3. — Wong S. C., Cowan I. R., Farguhar G. D. (1978). Leaf conductance in relation to assimilation in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. Influence of irradiance and partial pressure of carbon dioxide. Plant Physiol., 62, 4.

Институт экспериментальной ботаники
Чехословацкой академии наук,
Прага, ЧССР.

Получено 11 II 1980.

SUMMARY

The data and the theoretical analysis of the simultaneous influence of the photon-current density, CO_2 concentration, water content, and ageing of leaves upon the epidermal diffusive conductivity in the primordial bean leaves are given in order to find the possible ways of compensation of the negative influence of one of the above listed factors by the positive effect of other ones.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58.08 : 581.9

В. М. Шмидт, Н. Г. Ильминских

О РОЛИ К. К. КЛАУСА В РАЗРАБОТКЕ МЕТОДОВ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКИ

V. M. SCHMIDT, N. G. ILMINSKIKH. ON THE ROLE OF C. C. CLAUS IN THE ELABORATION OF THE METHODS OF COMPARATIVE FLORISTICS

Известно, что крупный русский химик прошлого века К. К. Клаус был автором нескольких ботанических работ, выполненных на профессиональном уровне. Основной ботанический труд его — вышедшая в 1852 г. книга «Флоры местные приволжских стран», годом ранее опубликованная на немецком языке. В ботанической литературе Клаус упоминается редко и обычно лишь как систематик и флорист. Его заслуги в области географии растений, особенно в сравнительной флористике, должным образом до сих пор не были оценены. Основоположником сравнительной флористики считается A. De Candolle (1855), между тем из полузабытой ботаниками книги Клауса видно, что он на несколько лет раньше разработал и применил важные количественные методы сравнения богатства и систематической структуры флор. Ему же принадлежит заслуга в установлении ряда региональных ботанико-географических закономерностей (например, описание изменения относительной роли однодольных и важнейших семейств во флорах в географическом и экологическом аспектах). Клауса можно считать одним из основоположников сравнительной флористики.

Выдающийся ученый России прошлого века, член-корреспондент Петербургской академии наук (с 1861 г.) К. К. Клаус (1796—1864), открывший в 1844 г. химический элемент, названный им рутением, приналежит к числу тех исследователей, чьи труды долгие годы не теряют своего значения (Меншуткин, 1928).

Клаус известен прежде всего как химик (с 1839 г. он был профессором химии Казанского университетa, с 1852 г. — профессором фармации в Дерптском университете), но в посвященных ему биографических очерках (Меншуткин, 1928; Ушакова, 1972; БСЭ, 1973), а также в историко-ботаническом исследовании А. А. Щербаковой (1979) отмечаются и заслуги ученого в области ботаники. При этом подчеркивается та важная роль, которую он сыграл в изучении приволжских флор. Как систематик Клаус цитируется во «Флоре СССР» (1934—1964) и в монографических обработках ряда таксономических групп цветковых растений.

Основная ботаническая работа Клауса в виде рукописи «О растительности приволжских стран» была представлена академиками К. А. Мейером и Ф. И. Рупрехтом [1] на Демидовский конкурс 1849 г. и удостоена Академией наук второй премии. Оценка этого труда была столь высока, что Академия взяла на себя его издание. Книга Клауса под названием «Localfloren der Wolgagegenden» вышла в свет на немецком языке в 1851 г. Идентичное по тексту (но не по нумерации страниц) издание этой книги на русском языке «Флоры местные приволжских стран» появилось в 1852 г.

К сожалению, истинное значение ботанических трудов Клауса до сих пор недооценивается или просто неизвестно широкому кругу исследователей. «Работы Клауса по ботанике, его богатый гербарий далеко превосходят по своей научной ценности любительские начинания. Это специальные исследования,

---

[1] Рецензия двух академиков на рукопись Клауса опубликована на немецком языке в издании «Девятнадцатое присуждение учрежденных П. Н. Демидовым наград. 17 апреля 1850 года», 1850 : 161—167. СПб.

которым, однако, историки ботаники до сих пор не уделили должного внимания», — справедливо указывает Н. Н. Ушакова (1972 : 145).

Единственной известной нам работой, в которой весьма кратко рассматриваются сравнительно-флористические данные, полученные Клаусом, является работа Н. Смирнова (1885) — автора, который, следуя Клаусу, сравнивает флоры, но не делает новых научных выводов.

В дальнейшем имя Клауса не упоминалось даже в местных флористических работах. Так, В. А. Афанасьева (1926), Е. А. Смиренская (1930) и другие авторы в своих исследованиях по флоре окрестностей г. Казани ссылаются лишь на А. Я. Гордягина и С. И. Коржинского, производивших сборы растений на этой территории много позже Клауса. Данные Клауса были использованы С. Коржинским (Korshinsky, 1898), капитальный труд которого представлял собою «свод всего, что было известно до 1896 г. по флоре губерний Вост. России» (Гордягин, 1914 : 13). Последующие исследователи, доверяясь Коржинскому, находили для себя более удобным черпать сведения из его труда, не знакомясь непосредственно с цитированной им литературой. Между тем Коржинский использовал в своей сводке лишь фактическую (флористическую) часть упомянутой выше книги Клауса, содержащей, помимо этого, много ценных сведений ботанико-географического и геоботанического характера. Незаслуженно забытая работа Клауса не цитируется также в очерках и обзорах по истории географии растений, помещенных в ряде широко известных пособий (например, Алехин, 1950; Алехин и др., 1961; Толмачев, 1974). Только в одной из своих работ А. И. Толмачев (1941 : 28), ссылаясь на Е. В. Вульфа (1934 : 8), приводит данные Клауса о числе видов во флорах окрестностей г. Казани (809) и Сергиевских вод (744), но эти цифры указаны были Вульфом неточно: на самом деле у Клауса значится 792 и 794 вида соответственно.

В новейшей сводке по истории ботаники Щербакова (1979) характеризует Клауса как флориста и систематика растений. Жаль, что в этой полезной книге допущены погрешности и ошибки. Ученый назван то Карлом Карловичем Клаусом или К. Клаусом (с. 84, 294 и др.), то К. Ф. Клаусом (дважды — на с. 87; с. 91); то «адъюнктом фармации в Казанском университете, затем профессором химии и фармации в Дерптском университете» (с. 294), то профессором химии Казанского университета (с. 87); неправильно указан год смерти (с. 294); не приведен список всех ботанических трудов Клауса. При характеристике основной ботанической работы Клауса «Флоры местные приволжских стран» (1852) Щербакова (1979 : 87) отмечает, что Клаусом «описаны флоры двух районов близ Сергиевских минеральных вод: Бугурусланского уезда Оренбургской губернии и Сарепты — северо-западной части Саратовской губернии». На самом же деле наряду с другими флорами Клаус подробно описал флоры не «двух районов близ Сергиевских минеральных вод», а флору курорта Сергиевские минеральные воды с его окрестностями (ныне — Серноводск, поселок городского типа в Сергиевском р-не Куйбышевской обл., в 123 км к северо-востоку от г. Куйбышева) и флору Сарепты (ныне г. Красноармейск Волгоградской обл., в 25 км к югу от г. Волгограда), т. е. флоры двух пунктов, удаленных друг от друга на расстояние не менее 750 км! Далее на той же странице Щербакова пишет: «по сергиевской флоре в сравнении с каталогом казанских растений Вирцена у Клауса описаны дополнительно 166 видов». Между тем в книге Клауса на с. 34—50 помещен раздел «Supplementum ad Wirzeni Catalogum plantarum in provincia Kasanensi. . .», т. е. дополнение к каталогу не Сергиевской, а Казанской флоры.

С удовлетворением констатируя, что в истории геоботаники приоритет Клауса над A. Kerner (1863) в описании фенологических смен (аспектов) растительности был недавно восстановлен (Дохман, 1973 : 90), мы должны подчеркнуть, что ботанико-географическая сторона основной работы Клауса и особенно его роль в разработке приемов и методов сравнительной флористики до сих пор никем не освещены. Устранение этой исторической несправедливости и составляет основную задачу нашей статьи.

Широко известно, что знаменитая «Ботаническая география» De Candolle (1855) составила эпоху в развитии географии растений, в значительной мере сохранив свое значение и для современной науки (Микулинский и др., 1973;

Толмачев, 1974). «Географы растений до настоящего времени считают, что выход «Ботанической географии» положил начало точным, в современном стиле и понимании, научным ботанико-географическим исследованиям»; в этой работе А. Декандолю удалось «установить ряд важных закономерностей и основать научную географию растений в почти современном понимании» (Микулинский и др., 1973 : 98). Действительно, Декандоль разработал почти все разделы этой науки — основы учения об ареалах, приемы сравнительного анализа флор, географию культурных растений и др., причем сделано это было в систематическом и законченном виде на основе глобального фактического материала. Декандоль считается также основоположником введения количественных методов в географию растений: он «положил начало вычислению степени общности и различия в составе видов растительного покрова между различными территориями», путем анализа «совпадения или несовпадения по систематическим группам» их флор (Микулинский и др., 1973 : 53, 99, 116, 127).

Не умаляя огромных заслуг Декандоля в развитии географии растений, справедливости ради следует заметить, что Клаус на 3—4 года раньше его использовал количественные методы для сравнения четырех приволжских флор («флора Каспийской степи», «флора Сарепты», «Сергиевская флора», флора северной части Казанской губернии, преимущественно окрестностей г. Казани — «Казанская флора»), в значительной мере изученных им самим, а также флоры Остзейских провинций (ныне Прибалтики), изученной Э. Э. Линдеманом. По отдельным показателям, используя данные К. А. Мейера и К. Ф. Ледебура, Клаус характеризует также флоры Кавказа и Алтая.

Если следовать классификации, предложенной В. М. Шмидтом (1974, 1980), то из четырех групп количественных показателей — 1) флористического богатства, 2) систематического многообразия, 3) коэффициентов сходства систематических структур и 4) коэффициентов сходства флор (флористических списков)— Клаус практически использует в своей работе приемы, входящие в первые три группы показателей, что является беспрецедентным фактом для тогдашнего уровня развития этой науки.

Придерживаясь указанной классификации, рассмотрим более подробно анализируемые Клаусом показатели.

Показатели флористического богатства

Клаус приводит данные о числе видов (он именует их как видами, так и «породами»), родов и семейств почти всех рассматриваемых им флор, однако воздерживается от выводов, чувствуя, вероятно, малую сопоставимость площадей анализируемых флор. Указывая на разновеликость флор, он противопоставляет «флоры небольших местностей Сергиевска и Сарепты» флоре «на большом протяжении Остзейских провинций» (Клаус, 1852 : 16).[2] Это свидетельствует об осторожности Клауса при сравнении данных, относящихся к разновеликим флорам.

Далее Клаус рассматривает такой показатель, как отношение числа однодольных к числу двудольных, отмечая «постоянное уменьшение однодольных по мере того, как характер растительности приближается к степному» и усматривая в этом более общий «закон уменьшения однодольных с положением более южным» (с. 57).

Считается (Толмачев, 1974 : 122), что приоритет в установлении определенных географических закономерностей в численном соотношении однодольных и двудольных растений принадлежит Р. Броуну и особенно Декандолю. Действительно, Декандоль установил, «что в пределах северного полушария роль однодольных в сложении флор постепенно снижается по мере перемещения от крайнего севера в умеренные и далее в экваториальные широты». Другая подмеченная им закономерность — «снижение „удельного веса“ однодольных в странах с более континентальными условиями и соответственное повышение его в условиях климатов более океанических» (Толмачев, 1974 : 122—123).

---

[2] Цитируя Клауса, мы будем в дальнейшем указывать страницы его книги русского издания 1852 г.

Однако, как мы видели, Клаус сформулировал свой «закон» (хотя и в более узком, региональном плане) раньше Декандоля. Между тем ни в одной из известных нам ботанико-географических работ Клаус не цитируется и в этом отношении. Например, А. А. Гроссгейм (1936) ссылается лишь на зарубежные данные по соотношению однодольных и двудольных в мировой флоре; Р. В. Камелин (1973) цитирует в свою очередь Гроссгейма (1936).

Следует заметить, что современные данные «лишь в ограниченной степени подтверждают намеченные Декандолем правила», а «расхождения в соотношениях между однодольными и двудольными на крайнем севере и под тропиками не так значительны, как казалось сто и более лет назад» (Толмачев, 1974 : 123).

«Закон Клауса» остался справедливым в региональном (не в глобальном!) плане, являясь следствием более общей закономерности, которая в форме предположения сформулирована Р. В. Камелиным (1973 : 45): «общая тенденция, вероятно, состоит в том, что роль однодольных сильно вырастает по направлению к полюсам».

Недавно в результате изучения конкретных и близких к ним флор европейской части СССР было показано (Шмидт, 1977, 1979, 1980), что процент однодольных от числа цветковых обнаруживает хотя и слабую, но достоверную зависимость от географической широты, описываемую уравнением линейной регрессии

$$y = 3.4409 + 0.3689\,x.$$

Это означает, что при продвижении с севера на юг содержание однодольных в конкретных флорах уменьшается примерно на 0.37% ($R_{y/x}$ =0.3689) с каждым градусом широты. Таким образом, в региональном плане «закон уменьшения однодольных с положением более южным», установленный Клаусом, нашел не только свое подтверждение, но и математическое описание.

Интересно также, что Клаус в своей работе дает следующее объяснение снижению «удельного веса» однодольных при продвижении с севера на юг: «этот факт должно приписать отчасти тому, что с недостатком болотистых мест убывает число ятрышниковых, осоковых и ситниковых растений. Хотя в то же время уменьшается и число двудольных, свойственных болотистой почве, однако ж перевес остается на стороне двудольных» (с. 57).

Показатели систематического многообразия

К этой группе количественных показателей относятся так называемые «пропорции флоры» — среднее число видов в семействе (в/с), среднее число родов в семействе (р/с) и среднее число видов в роде (в/р).

В работе Клауса в виде таблицы представлены «отношение числа родов к числу видов в различных флорах поодиночке» (что равносильно показателю в/р) и число «пород» (видов), приходящихся на каждое семейство, т. е. показатель в/с. В связи с этим интересно отметить, что по данным В. М. Шмидта (1974, 1977, 1979, 1980), показатель в/р, рассчитанный для конкретных флор европейской части СССР, варьирует в пределах этой территории слабо и не обнаруживает отчетливой географической изменчивости. Что касается показателя в/с, то он сильно зависит от числа видов во флоре и увеличивается по мере продвижения с севера на юг.

Коэффициенты сходства систематических структур

Систематическая структура флор является одним из важнейших показателей в сравнительной флористике, существеннейшим «диагностическим» признаком при анализе и сравнении флор (Толмачев, 1970, 1974; Шмидт, 1974, 1980). Подлинное значение этого показателя начало осознаваться исследователями сравнительно недавно, и главная заслуга в этом отношении принадлежит Толмачеву (1970), отметившему некоторые закономерности изменения структуры флор в географическом аспекте. Действительно, при разработке приемов анализа систематической структуры флор Толмачев (1974 : 115) опирался преимущественно на свой опыт, нигде не упоминая в связи с этим имени Клауса. Л. И. Малышев (1972 : 17) ссылается на более ранние работы F. Thonner (1915) и Гроссгейма (1936).

Между тем Клаус почти 130 лет тому назад подверг систематическую структуру сравниваемых им флор такому тщательному и всестороннему анализу, уровень которого во многом отвечает и современным требованиям. Последние разработки приемов анализа систематической структуры флор и полученные с помощью новых методов результаты лишь недавно превзошли забытое наследие Клауса охватом гораздо большего сравнительного материала и применением математического аппарата для выявления и более строгого описания наблюдаемых закономерностей.

Поразителен тот факт, что используя такие термины, как «важнейшие семейства», «богатство семейств породами» (т. е. видами), Клаус сравнивает флоры по двенадцати ведущим семействам. Напомним, что современные авторы оперируют близким к этому количеством семейств. Например, Толмачев (1974 : 124) считает оптимальным «рассмотрение численного состава д е с я т и п р е о б л а д а ю щ и х с е м е й с т в каждой флоры» (разрядка Толмачева. — *В. Ш.*, *Н. И.*); этой же цифры придерживается Шмидт (1974, 1975, 1977, 1979), а Малышев (1972, 1976) использует в своих сравнениях флористические спектры из 15 или 10 ведущих семейств.

Таблица в работе Клауса (с. 59) представляет собою «сравнение числа видов из важнейших семейств с общим числом их в каждой флоре». Клаус проводит глазомерный анализ этой таблицы, выявляя особенности систематической структуры сравниваемых им флор. Надо сказать, что такой способ анализа данных использовался в сравнительной флористике на протяжении 120 лет, и лишь недавно (Заки, Шмидт, 1972; Ребристая, Шмидт, 1972; Малышев, 1972) был разработан математический подход, позволяющий устанавливать меру сходства между систематической структурой флор на основе корреляции рангов.

Сравнивая структуру семейств поволжских флор, Клаус отмечает различия по этому признаку между Казанской, Сергиевской флорами и флорой Каспийской степи. Четвертая флора — Сарептская — «примыкает, с одной стороны, к флоре Сергиевской, а с другой, — к Каспийской, потому что маревые и бобовые стоят выше в ряду, а губоцветные и розовидные ниже» (с. 16). Что касается Сарепты, то она «завлекательна в том отношении, что здесь две различные флоры примыкают одна к другой» (с. 17).

Сравнивая систематическую структуру флоры Остзейских провинций с Казанской флорой, Клаус отмечает, что семейственный «ряд в начале и в конце согласуется с Казанской флорой, но в средине с нею разнится. В Казанской перевес на стороне розовидных и губоцветных, тогда как там эти семейства подвигаются ближе к концу» (с. 16). Лишь немногие растения («до 80 видов, если считать здесь и те, которых существование в Остзейских провинциях одними допускается, тогда как другие писатели в том еще сомневаются») свойственны только Казанской флоре по сравнению с флорой Остзейских провинций, «несмотря на большое расстояние» между ними (с. 30). Казанская флора «из приволжских всего менее уклоняется от флоры западной и северной России» (с. 181). В этой части своих рассуждений Клаус близко подходит к общим закономерностям, сформулированным Малышевым (1972 : 28) так: «В широтном направлении флора областей физиономически более сходна, нежели в меридиональном» (ср. сходство флор Остзейских провинций и Казанской, с одной стороны, и поволжских флор между собой, — с другой), и «если оба соседа находятся в пределах одной зоны растительности, даже при меридиональном расположении районов внешний облик двух флор может быть весьма схожим» (ср. флоры Сергиевска и Сарепты, Сарепты и Каспийской степи).

Клаус выполнил также подсчеты числа видов, общих для сравниваемых флор. Так, «Казанская растительность представляет 792 доныне известных пород, между которыми 690 общи с видами в Остзейских провинциях» (с. 50—51). Он приводит списки видов, характерных только для той или иной флоры, т. е. ведет анализ вполне в духе современных требований к выявлению «контрастности флор» (в смысле Камелина, 1973 : 11). Отсюда остается лишь один шаг до вычисления коэффициентов сходства флор (флористических списков), относящихся к четвертой группе количественных показателей (Шмидт, 1974 : 929), однако первый из коэффициентов такого рода был предложен P. Jaccard (1901) спустя полвека после работы Клауса.

Теперь мы хорошо знаем, что состав семейств во флорах, развивающихся в экстремальных условиях, проще, а на долю 10 ведущих семейств приходится «повышенная часть флоры, в определенных случаях до $^3/_4$» (Толмачев, 1974 : 130). В обычных условиях этот показатель, как правило, превышает $^1/_2$ (Шмидт, 1977). Но еще Клаус отметил, что «восемь семейств составляют бо́льшую часть Сергиевской растительности и заключают в себе более половины из сего числа (т. е. 794. — *В. Ш.*, *Н. И.*) пород» (с. 15). Из того факта, что меловые обнажения Сергиевска характеризуются весьма скудной по сравнению с окружающими степями растительностью, но в то же время выделяются повышенным богатством своей флоры, Клаус сделал вывод об отсутствии прямой зависимости между богатством флоры и мощностью растительного покрова.

Интересные результаты получает Клаус, прослеживая изменение удельного веса семейств в меридиональном направлении. Комментируя свои данные, он отмечает тяготение семейств *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и *Cyperaceae* к северу и повышение роли семейств *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Synanthereae*, *Boragineae* и особенно *Chenopodeae* при продвижении к югу. «Число губоцветных и гвоздичных увеличивается вблизи средней Волги, уменьшается к степи», т. е. эти семейства тяготеют к районам с более теплым и влажным климатом, а «распространение злаков идет обратным путем» (с. 59). Ранее при «частном разборе» отдельных семейств Клаус говорит также о бедности южных областей ятрышниковыми (*Orchideae*) и некоторыми другими, но богатстве их растениями «из Лилейных, Касатиковых и Осенниковых (*Liliaceae*, *Irideae* и *Colchiaceae*), взятых вместе» (с. 17—30). «Сравнение прочих семейств, весьма бедных видами, не представляет никакой замечательности; например, в семействах из водяных растений: *Hippurideae*, *Callitrichieae*, *Ceratophylleae*, *Potameae*, *Lemnaceae* и др. Если они где-нибудь встречаются, то представляют везде те же породы» (с. 30).

Сопоставляя результаты, к которым в свое время пришел Клаус, с выводами Малышева (1972), полученными им на основе богатейшего материала «Флоры СССР» (1934—1964), нельзя не отметить, что на 120 лет раньше Клаус в целом правильно оценил «экологию» (в смысле Малышева, 1972 : 20) семейств. Расхождения обнаруживаются лишь в оценке трех семейств: *Cruciferae*, *Caryophyllaceae* и *Umbelliferae*. Однако в региональном плане экология *Cruciferae* подмечена Клаусом правильно (ср.: Малышев, 1972 : 22, рис. 4). Не располагая данными по арктическим и среднеазиатским флорам, Клаус, естественно, и не мог осветить экологию семейства в общем плане. Не мог он сделать этого и в отношении сем. *Caryophyllaceae*, но удельный вес этого семейства во флоре региона замечен им очень верно: именно в районе «средней Волги» расположена изолиния с наибольшим значением процентного обилия этого семейства (Малышев, 1972 : 24, рис. 7). Что же касается сем. *Umbelliferae*, то, по современным данным (Малышев, 1972 : 23, рис. 5), процентное обилие этого семейства во флоре средней полосы Европейской части СССР остается постоянным, а о возрастании этого показателя в аридных и горных условиях Клаус мог и не знать.

В «частном разборе» семейств Клаус указывает также на роль отдельных крупных родов в сложении сравниваемых им флор, отмечая, например, богатство флоры Остзейских провинций видами родов *Festuca*, *Bromus*, *Trifolium* и *Vicia*, Казанской флоры — видами *Veronica*, а Сергиевской и Сарептской флор — видами рода *Astragalus*.

Представляет интерес оригинальный прием, использованный Клаусом при анализе систематической структуры флор: он предлагает из рассмотрения «исключить семейства злаков и сложноцветных как самые многочисленные во всех европейских флорах, а следующее за ними семейство по богатству пород принять за характеристику флоры во всякой местности» (с. 16). Исходя из этого «растительность Каспийской степи должна называться **флорою маревою**, а Сергиевская — **флорою бобовою**» (с. 16, выделено Клаусом. — *В. Ш.*, *Н. И.*). Далее Клаус пишет: «Эти названия будут справедливы не только по числу видов в обоих семействах, но также **по числу особей.** Всякий наблюдатель, как скоро составит себе понятие с общим взглядом на Каспийскую растительность, должен согласиться, что семейство маревых будет здесь отличительною и **господствующею** ее принадлежностью. Превосходство в числе бобовых Сергиевских растений еще разительнее» (с. 16—17, выделено нами. — *В. Ш.*,

Н. И.). Как видно, в этой части своих рассуждений Клаус предвосхитил современное стремление геоботаников и флористов учитывать не только флористическую, но и ценотическую роль семейств в сложении флоры и растительности.

Клаус выполнил также анализ сравниваемых флор по «продолжительности жизни в растениях, принадлежащих различным формам» (с. 58—59), однако он воздерживается от каких-либо выводов.

Нельзя не отметить далее, что Клаус в своей работе поставил важный вопрос о роли р. Волги как ботанико-географического рубежа (барьера). Приведем в связи с этим выдержку из его рассуждений.

«Казанская губерния, а в особенности та часть, где находится город Казань, весьма любопытна в ботаническом отношении. Казань составляет самый восточный угол по Волге. . . Здесь к левому берегу примыкают западные отрасли Уральских гор, здесь тоже проведена граница, за которую не распространяются далее к западу растения, свойственные скатам Урала, хотя число таких растений не может быть велико, потому что Уральский средний хребет, за исключением некоторых более восточных видов и в особенности Сибирских, питает большею частью растения европейские, однако ж тем не менее будет занимательно видеть, какие растения чрез Волгу не переходят с востока на запад, или какие растения, идя с запада, не переходят через реку на восток. Наблюдений в этом роде еще не было сделано, потому, что, стараясь ознакомиться с породами вообще, не обращали особенного внимания на местное распространение» (с. 32).

Таким образом, Клаус (Claus, 1851; Клаус, 1852) впервые поставил и частично разрешил многие вопросы, относящиеся к сфере не столько систематики и формального составления флористических списков, сколько к области геоботаники и особенно сравнительной флористики. Его с полным правом можно считать одним из основоположников сравнительно-флористических исследований.

Остается неясным, почему Декандоль (De Candolle, 1855), написавший свою известную книгу позже Клауса, не ссылается на его работу? Мало вероятно, чтобы ученые не знали друг о друге. Дело в том, что их общим корреспондентом длительное время был А. А. Бунге (1803—1890) — известный ботаник и путешественник, профессор Казанского, затем Дерптского университетов. Первое письмо Декандоля к Бунге датировано 1837 г., последнее — 1861 г., причем из числа своих российских корреспондентов Декандоль наиболее доверял именно Бунге, посвящая его во многие свои научные планы (Микулинский и др., 1973). У Клауса с Бунге также были самые доверительные отношения: этих ученых долгие годы связывала крепкая дружба и Клаус даже предлагал Бунге быть соавтором своей книги (Ушакова, 1972).

Декандоль в своей научной деятельности был тесно связан со многими учеными России, высоко ценившими его труды и избравшими его членом-корреспондентом Петербургской академии наук. Трудно предположить, что он не знал о существовании работы Клауса.[3] Ведь «в своих сочинениях по географии растений Декандоль широко использовал ответные сообщения русских ботаников на его письма, а также и вообще все доступные ему данные научных наблюдений в России. . ., указания Траутфеттера, Ледебура, а также многочисленные флористические сообщения, опубликованные в „Бюллетене Московского общества испытателей природы“ и других источниках» (Микулинский и др., 1973 : 122). Более того, Декандоль интересовался сведениями по Казанской флоре, запрашивая Бунге о произрастании здесь некоторых видов растений и отмечая в своей книге нахождение миндаля карликового (Микулинский и др., 1973 : 109—110, 120), а также цитируя в ней климатические данные по Казани.

В заключение обратим внимание на то, что 100—150 лет тому назад размах флористических исследований очень сильно ограничивался слабыми транспортными и финансовыми возможностями ученых и немногочисленностью их контингента, приуроченного к крупным (преимущественно университетским) городам. «Эти исследования (речь идет о низших тайнобрачных растениях, но то же самое можно, конечно, сказать и об исследовании высших растений. — *В. Ш.*, *Н. И.*) большею частью распространяются только на окрестные университетским городам пункты, так что другие, более отдаленные местности в этом

[3] Время работы обоих авторов над своими книгами примерно совпадает.

отношении остаются еще почти вполне неизвестными», — писал Ю. Шелль (1883 : 5). А вот свидетельство крупного ботаника того времени: «Ограниченность района моих исследований, расширить который я не имел средств, не позволяет мне делать никаких общих выводов» (Коржинский, 1882 : 3).

По этим причинам (мы не говорим сейчас о крупных экспедициях, периодически снаряжавшихся Академией наук в отдаленные районы страны) на местах чаще всего изучались «флоры окрестностей» городов или расположенных вблизи от них наиболее доступных населенных пунктов. При условии критического подхода к опубликованным спискам такие локальные флоры с некоторыми оговорками можно включать в анализ наряду с конкретными флорами, изученными в наше время по всем правилам соответствующей методики.

Весьма перспективным в научном и практическом отношениях представляется изучение динамики изменения видового состава локальных флор в историческом аспекте путем сравнения разновременных флористических списков, относящихся к одной и той же территории. Это позволит не только проследить основные тенденции изменения флор во времени, но и выделить те изменения, которые обусловлены воздействием антропогенного фактора.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1950). География растений. М., Учпедгиз. — Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С. (1961). География растений с основами ботаники. М., Учпедгиз. — Афанасьева В. А. (1926). Заметка о растениях долины реки Казанки. Отд. оттиск в библ. БИН АН СССР, № В233. — Большая Советская Энциклопедия. (1973). 12 : 286. М., Изд. БСЭ. — Вульф Е. В. (1934). Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1, 2. — Гордягин А. Я. (1914). По поводу книги П. В. Сюзева «Конспект флоры Урала в пределах Пермской губ.». Изв. Николаев. унив., 5, 2. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 1. — Дохман Г. И. (1973). История геоботаники в России. М., Наука. — Заки М. А., Шмидт В. М. (1972). О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья. I. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Клаус К. К. (1852). Флоры местные приволжских стран. СПб. — Коржинский С. И. (1882). Очерк флоры окрестностей г. Астрахани. Тр. Общ. естествоисп. Казанск. унив., 10, 6. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Малышев Л. И. (1976). Количественная характеристика флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Меншуткин Б. Н. (1928). Карл Карлович Клаус. Изв. Инст. по изучению платины и других благородных металлов, 6, 1. — Микулинский С. Р., Маркова Л. А., Старостин Б. А. (1973). Альфонс Декандоль. 1806—1893. М., Наука. — Ребристая О. В., Шмидт В. М. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11. — Смиренская Е. А. (1930). К флоре Столбищенского лесничества. Тр. Общ. изуч. Татарстана, 3. — Смирнов Н. (1885). Явнобрачные растения окрестностей с. Николаевского Саратовского уезда. Тр. Общ. естествоисп. Казанск. унив., 14, 3. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ. — Ушакова Н. Н. (1972). Карл Карлович Клаус. 1796—1864. М., Наука. — Флора СССР. (1934—1964). М.; Л., Изд. АН СССР. — Шелль Ю. (1883). Материал для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний. (Споровые растения). Тр. Общ. естествоисп. Казанск. унив., 12, 1. — Шмидт В. М. (1974). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — Шмидт В. М. (1975). Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов. Бот. ж., 60, 9. — Шмидт В. М. (1977). Географическая изменчивость флористических показателей на территории европейской части СССР. Тр. Лен. общ. естествоисп., 73, 3. — Шмидт В. М. (1979). Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты. Бот. ж., 64, 2. — Шмидт В. М. (1980). Статистические методы в сравнительной флористике. Л., Изд. ЛГУ. — Щербакова А. А. (1979). История ботаники в России до 60-х гг. XIX в. (додарвиновский период). Новосибирск, Наука. — Claus C. (1851). Localfloren der Wolgagegenden. SPb. — De Candolle A. (1855). Géographie botanique raisonnée. Paris, Gênäve. — Jaccard P. (1901). Distribution de la flore alpine dans le bassin de Drances et dans quelques regions voisines. Bul. Soc. vandouse Sci., natur., 37. — Kerner A. (1863). Das Pflanzenleben der Donauländer. Insbruck. — Korshinsky S. (1898). Tentamen Florae Rossiae orientalis, id est provinciarum Kazan,

Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara, partis borealis atque Simbirsk. Зап. имп. Акад. наук по физ.-мат. отд., 7, 1. — Thonner F. (1915). The flowering plants of Africa. London.

Ленинградский государственный университет,
Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 17 IV 1980.

УДК 581.3 : 582.952.8

Г. К. Алимова, М. С. Яковлев

К ЭМБРИОЛОГИИ *STREPTOCARPUS REXII (GESNERIACEAE)*

G. K. ALIMOVA, M. S. YAKOVLEV. A CONTRIBUTION TO THE EMBRYOLOGY OF *STREPTOCARPUS REXII (GESNERIACEAE)*

Для *Streptocarpus rexii*, как и для других представителей сем. *Gesneriaceae*, характерна анатропная, тенуинуцеллятная однопокровная семяпочка. Зародышевый мешок Polygonum-типа развивается из халазальной клетки линейной тетрады мегаспор. У *S. rexii* наблюдается премитотический тип оплодотворения. Развитие эндосперма происходит по целлюлярному типу с образованием халазального и микропилярного гаусториев. При формировании зародыша наблюдаются полярность клеток и асинхронный тип их делений, на основе которых в зародыше осуществляется процесс гистогенных дифференцировок. Развитие зародыша происходит по Onagrad-типу. Отмечена разная доля участия клеток верхнего и нижнего ярусов зародыша в закладке его тканей и органов. В проэмбрио четко выражены эпи- и гипофизарные клетки. В образовании плеромы и периблемы участвуют клетки нижнего яруса зародыша. Клетки верхнего яруса образуют только немногочисленные инициали эпифизиса. Выделение семядолей происходит за счет роста и делений периблемы и эмбриодермы зародыша. Зрелый зародыш имеет две одинаково развитые семядоли и гипокотиль. Точка роста эпикотиля морфологически не оформлена. Корневой апекс слабо дифференцирован.

Характерной особенностью видов рода *Streptocarpus* является способность образовывать цветоносное растение при участии ассимилирующего листа, который представляет собой сильно разросшуюся одну из семядолей зародыша, в то время как другая отмирает, точнее отпадает будучи ярко-зеленой при прорастании зародыша. На это указывали ряд авторов: T. Hielscher (1883), J. Bart (1892), A. Hill (1938), J. Viemont, M. Astié (1974), Viemont (1976). K. Goebel (1905) отмечает, что семядоля у представителя рода *Streptocarpus* при своем разрастании подавляет развитие главного побега и становится специализированной структурой, подобной настоящим листьям. Это обстоятельство имеет существенное значение, поскольку до сих пор вопрос о природе семядолей остается неясным: рассматривать ли их как структуры sui generis, или они представляют собой только эволюционные формы настоящих листьев. В решении этого вопроса имеют первостепенное значение данные эмбриологии; род *Streptocarpus* эмбриологически не исследован, с этой целью и была предпринята настоящая работа.

Материал и методика

Объектом исследования послужил *Streptocarpus rexii* Lindl., произрастающий в условиях оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Фиксацию материала проводили в июне на разных стадиях развития цветков, начиная с нераскрытых бутонов и до зрелых плодов; фиксатором служил хромацетоформол, 10 : 4 : 1, по Навашину, затем материал промывали, обезвоживали и доводили до парафина по обычной цитологической методике. Срезы приготовляли толщиной 10—13 мкм, окрашивали реактивом Шиффа с подкраской по Эрлиху или алциановым синим.

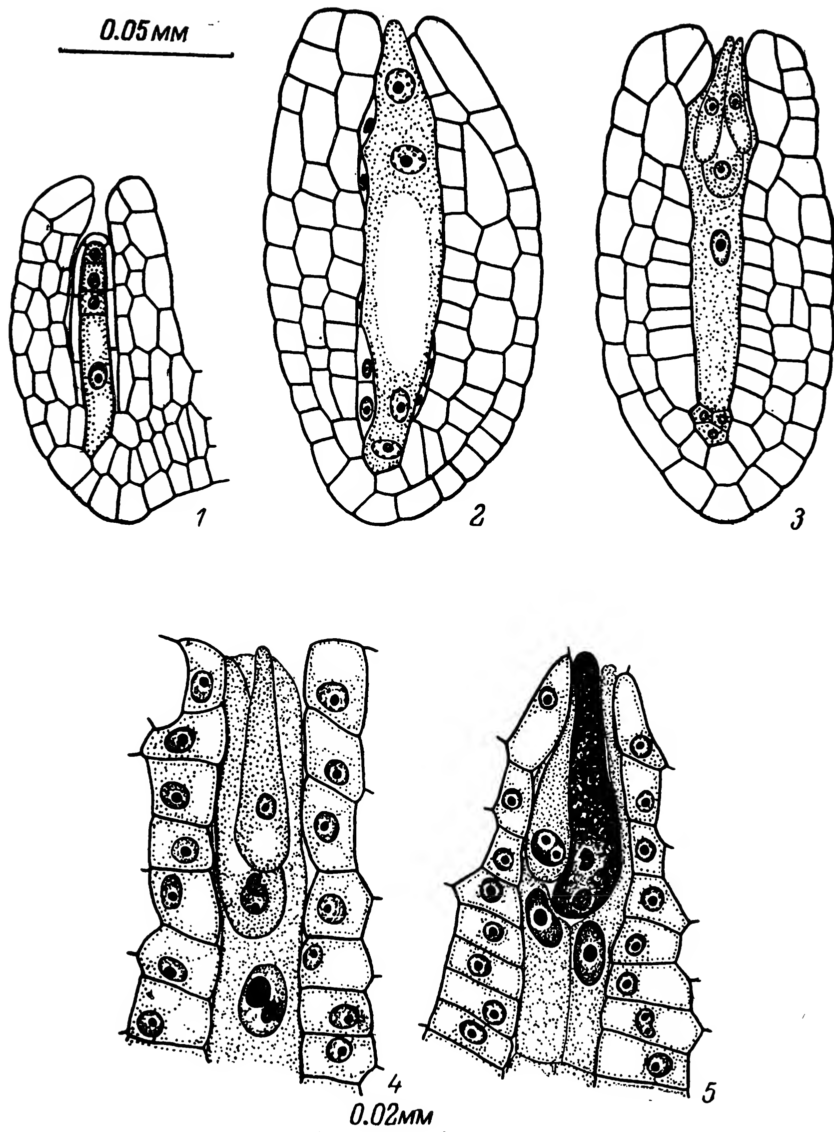


Рис. 1. Формирование зародышевого мешка и процесс оплодотворения у *Streptocarpus rexii*.

1 — семяпочка, линейная тетрада мегаспор, развитие халазальной мегаспоры в зародышевый мешок; *2* — 4-ядерный зародышевый мешок; *3* — зрелый зародышевый мешок, на переднем плане две синергиды, под ними яйцеклетка, ниже яйцеклетки — вторичное ядро центральной клетки, в халазальной части — три антиподы; *4* — слияние спермиев с ядром яйцеклетки и вторичным ядром центральной клетки; *5* — разрушенная синергида с дегенерирующими остатками пыльцевой трубки, зигота, клетки эндосперма.

Результаты исследования

Строение семяпочки

Для *S. rexii*, как и для других представителей сем. *Gesneriaceae*, характерна анатропная, тенуинуцеллятная, однопокровная семяпочка (рис. 1, *1*). Единственный интегумент семяпочки представлен 2—3 слоями клеток; внутренний слой, прилегающий к зародышевому мешку, образует эндотелий, или интегументальный тапетум. Нуцеллус слабо развит, на стадии тетрады мегаспор он представлен одним слоем уплощенных клеток, плотно прилегающих к тетраде. По мере развития зародышевого мешка нуцеллус разрушается и отдельные клетки сохраняются в его халазальной части (рис. 1, *2*). В некоторых случаях в зародышевых мешках встречались сильно уплощенные клетки нуцеллуса и на более поздних стадиях, когда происходит формирование эндосперма (рис. 2, *2—4*, *6*, *7*).

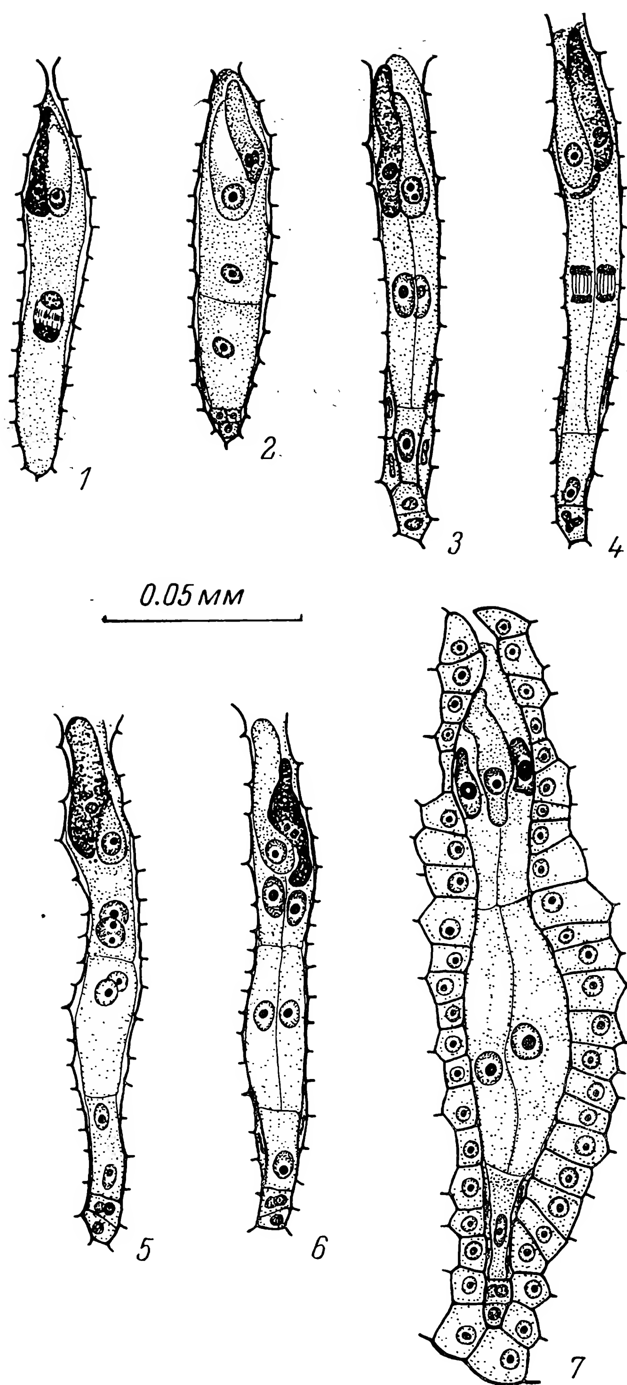


Рис. 2. Развитие эндосперма у *Streptocarpus rexii*.

1 — зигота, разрушенная синергида, первое деление ядра эндосперма; *2* — 2-клеточный эндосперм, три антиподы; *3* — 3-клеточный эндосперм, клетка халазального гаустория; *4* — синхронное поперечное деление в двух микропилярных клетках эндосперма; *5* — 5-клеточный эндосперм, 2-ядерная клетка халазального гаустория; *6* — 5-клеточный эндосперм, одноядерная клетка халазального гаустория; *7* — 2-клеточный микропилярный гаусторий, клетки собственно эндосперма, халазальный гаусторий, антиподы; *8* — зигота, многоклеточный эндосперм, микропилярный гаусторий, *2*-ядерная клетка халазального гаустория; *9* — зигота, микропилярный гаусторий, клетки эндосперма; *10* — зародыш, многоклеточный эндосперм, микропилярный гаусторий, радиально разросшиеся клетки интегументального тапетума.

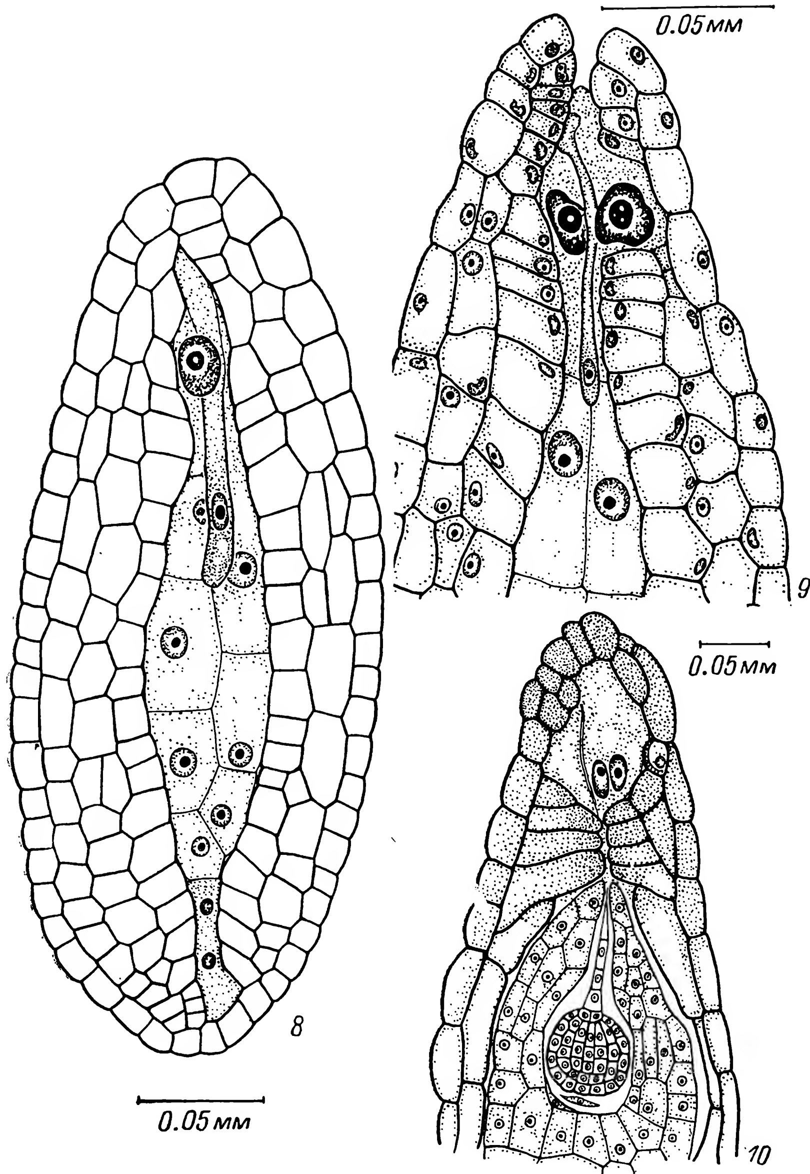


Рис. 2 (*продолжение*)

Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения

У *S. rexii* зародышевой мешок моноспорический, Polygonum-типа, развивается из халазальной клетки линейной тетрады мегаспор (рис. 1, *1*). Зрелый, готовый к оплодотворению зародышевый мешок — 7-клеточный, 7-ядерный (рис. 1, *3*). Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки, имеющей боковое прикрепление, и двух тонких синергид. В центральной клетке два полярных ядра сливаются в одно ядро и занимают серединное положение. В халазальной части зародышевого мешка находятся 3 антиподы, которые в отличие от антипод других представителей сем. *Gesneriaceae* (Davis, 1966) сохраняются и на ранних этапах эндоспермогенеза и эмбриогенеза (рис. 2, *2—7*).

Проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок происходит через микропиле. Содержимое пыльцевой трубки изливается в одну из синергид, вызывая ее разрушение. Возможно вхождение и дополнительной пыльцевой трубки, что приводит к гибели второй синергиды (рис. 1, *5*). У *S. rexii* наблюдается премитотический тип оплодотворения, поскольку слияние половых ядер

происходит до начала митоза ядра зиготы и первичного ядра эндосперма (Герасимова-Навашина, 1958; Gerasimova-Navashina, 1960). Объединение половых ядер в яйцеклетке осуществляется медленнее, чем в центральной клетке. В то время когда на ядре яйцеклетки еще «сидит» спермий, во вторичном ядре центральной клетки в зоне растворения спермия уже выделилось ядрышко (рис. 1, *4*). Первичное ядро эндосперма значительно раньше зиготы приступает к делению, образуя в дальнейшем многоклеточный эндосперм (рис. 1, *5*). Зигота сильно вырастает в длину, вдаваясь глубоко в развивающийся эндосперм, и приобретает булавовидную форму. Ядро зиготы долгое время пребывает в состоянии покоя и смещается в ее апикальный густоплазменный конец (рис. 2, *7—9*; рис. 4, *1* — см. вклейку).

Эндоспермогенез

Согласно нашим наблюдениям, у *S. rexii* развитие эндосперма происходит по целлюлярному типу, как и у других представителей сем. *Gesneriaceae*. Первичная клетка эндосперма делится поперечной перегородкой, образуя две незначительно различающиеся по величине клетки (рис. 2, *1*, *2*). Меньшая халазальная клетка становится гаусториальной, и лишь в отдельных случаях ее ядро без цитокинеза претерпевает еще одно деление (рис. 2, *5*, *9*). Бóльшая микропилярная клетка значительно увеличивается в размерах и, продольно делясь, образует две вытянутые клетки, которые синхронно делятся поперечной перегородкой (перпендикулярно оси зародышевого мешка), образуют в сторону микропиле гаусториальные клетки, а к центру зародышевого мешка — эндоспермальные. Последние сначала делятся только поперечными перегородками, но эти деления не носят синхронного характера (рис. 2, *9*). При дальнейшем разрастании эндосперма деление клеток и образование перегородок идут как в поперечном, так и в продольном направлениях (рис. 2, *10*). Микропилярный гаусторий представлен двумя одноядерными клетками с заметно увеличенными размерами и хорошо выраженной хроматизацией ядер по сравнению с ядрами клеток эндосперма (рис. 2, *5*, *6*). Позднее ядра клеток микропилярного гаустория приобретают неправильную форму и происходит увеличение размеров ядрышек (рис. 2, *7—9*). К этому времени заметные изменения наблюдаются и в клетке халазального гаустория (рис. 2, *7*) — очень небольшой, чаще одноядерной вытянутой клетки, сжатой сверху клетками эндосперма, снизу — антиподами, а с боков окруженной дегенерирующими клетками нуцеллуса. Цитоплазма халазального гаустория густая, темно окрашенная; ядро ее имеет овальную форму, с одним ядрышком. Только один раз мы наблюдали разрастание 2-ядерной клетки халазального гаустория за счет разрушения антипод и клеток интегументального тапетума, и вследствие этого клетка гаустория граничила непосредственно с эпидермой семяпочки (рис. 2, *9*). Клетка халазального гаустория разрушается намного раньше клеток микропилярного гаустория, которые получают дальнейшее развитие, увеличиваясь в размерах, разрушая близлежащие клетки интегумента. Среди других клеток они выделяются своей более густой цитоплазмой, крупными сильно хроматизованными ядрами, имеющими неправильную форму (рис. 2, *8*). К этому времени сильно сужается перешеек, связывающий клетки гаустория с клетками эндосперма, в результате радиального разрастания клеток интегументального тапетума (рис. 2, *8—10*). С развитием мощного эндосперма микропилярный гаусторий, по-видимому, утрачивает функцию проводника питательных веществ из тканей интегумента.

Начиная с зиготной стадии развития, зародыш активно внедряется в ткань эндосперма. В проэмбриональной стадии происходит лизис клеток эндосперма, прилегающих к проэмбрио, а на поздних этапах развития зародыша этот процесс становится более активным, и ко времени созревания семени эндосперм почти полностью поглощается зародышем.

Эмбриогенез

Зигота *S. rexii* сильно вытянута в длину, ядро ее смещено вакуолью в апикальный конец клетки, заполненный цитоплазмой. Зигота имеет четко выраженную полярность, делится поперечной перегородкой и образует две неравные

клетки: меньшую — апикальную и бóльшую — базальную. Апикальная клетка дает начало всему зародышу, а из базальной путем последующих делений образуются суспензор и клетки корневого апекса зародыша. Первое деление апикальной клетки происходит путем образования продольной перегородки; возникают две равные клетки (рис. 3, *2*). Каждая клетка первой проэмбриональной генерации вскоре делится перегородкой, ориентированной перпендикулярно к перегородке первого деления апикальной клетки, так возникает 4-клеточный проэмбрио в виде квадрантов (рис. 3, *3*). Ядра квадрантов несколько оттеснены вакуолями в их апикальные концы. Последующие поперечные деления в квадрантах приводят к образованию неравных клеток (рис. 3, *4—6*). Эти деления не являются синхронными. Образуется 8-клеточный проэмбрио в виде октантов, состоящий из двух ярусов. Верхний ярус представлен более мелкими клетками по сравнению с нижним ярусом проэмбрио.

Каждая клетка октантов проэмбрио периклинально делится на внешнюю и внутреннюю клетки (рис. 3, *7—10*). Внешние клетки представляют собой инициали эмбриодермы. Сначала они возникают из клеток нижнего яруса. Появление клеток эмбриодермы характеризует переход от предзародышевой фазы развития к зародышевой (Яковлев, 1972, 1981). Суспензор на этой стадии представлен четырьмя клетками (рис. 3, *10*). Самая верхняя из них, образованная производной базальной клетки, является гипофизарной клеткой, из которой позднее образуются клетки, корневого апекса. С выделением эмбриодермы зародыша различие в размерах клеток верхнего и нижнего ярусов сохраняется (рис. 3, *11*, *12*): клетки нижнего яруса значительно крупнее клеток верхнего. Деление клеток нижнего яруса происходит путем образования продольных перегородок с отделением кнаружи инициалей периблемы, а вовнутрь — плеромы (рис. 3, *12*, *13*). Затем инициальные клетки периблемы и плеромы начинают делиться поперечными перегородками (рис. 3, *14*), в то время как во внутренних клетках верхнего яруса не происходит ни делений, ни заметного роста (рис. 3, *12—16*).

Почти одновременно с делениями в инициалях периблемы и плеромы мы наблюдаем деление в гипофизарной клетке (рис. 3, *15—19*; рис. 4, *3*, *4*), закладываются инициали корневого апекса, которые в дальнейшем своем развитии претерпевают еще одно-два продольных деления (рис. 3, *20—22*).

Внутренние клетки верхнего яруса, выделяющиеся своими небольшими размерами и низкой митотической активностью, оттесняются растущими и делящимися клетками периблемы в верхнюю центральную зону зародыша, образуя немногочисленные инициали эпифизарного апекса (рис. 3, *17—22*).

После дифференциации эмбриодермы, периблемы и плеромы возникает гипофизис как корнеродный локус. Каков генезис этой структуры? Из формулы R. Souèges (1939)

$$cb = iec + co + s$$

очевидно, что производными базальной клетки *cb* могут стать инициали клеток центрального цилиндра корня *iec* (точки роста корня), инициали корневого чехлика *co* и клетки суспензора *s*. Суспензор является временной специализированной структурой и как таковой не принимает участия в формировании зародыша. Более значительным элементом следует считать инициальные клетки *iec*, дающие начало корневым структурам. Собственно они и являются гипофизисом в противоположность эпифизису, из которого формируется точка роста побега. Проэмбриональная стадия кончается тогда, когда в глобулярном теле зародыша четко выявятся все основные гистогенные инициальные структуры, из которых будут формироваться элементы туники и корпуса зрелого зародыша, а также эпи- и гипофизис. С появлением линзовидной гипофизарной клетки завершается проэмбриональная стадия в онтогенезе зародыша. Одновременно с этим завершается формирование единого эпидермального покрова (туники) по всей поверхности проэмбрио, так как одна из двух сестринских клеток, производных базальной *cb*, а именно линзовидная, становится инициальной клеткой апекса зародышевого корня, а вторая примыкает к клеткам эмбриодермы. Вслед за этим идет дальнейшая морфологическая и функциональная дифференцировка, возникают новые очаги меристематической

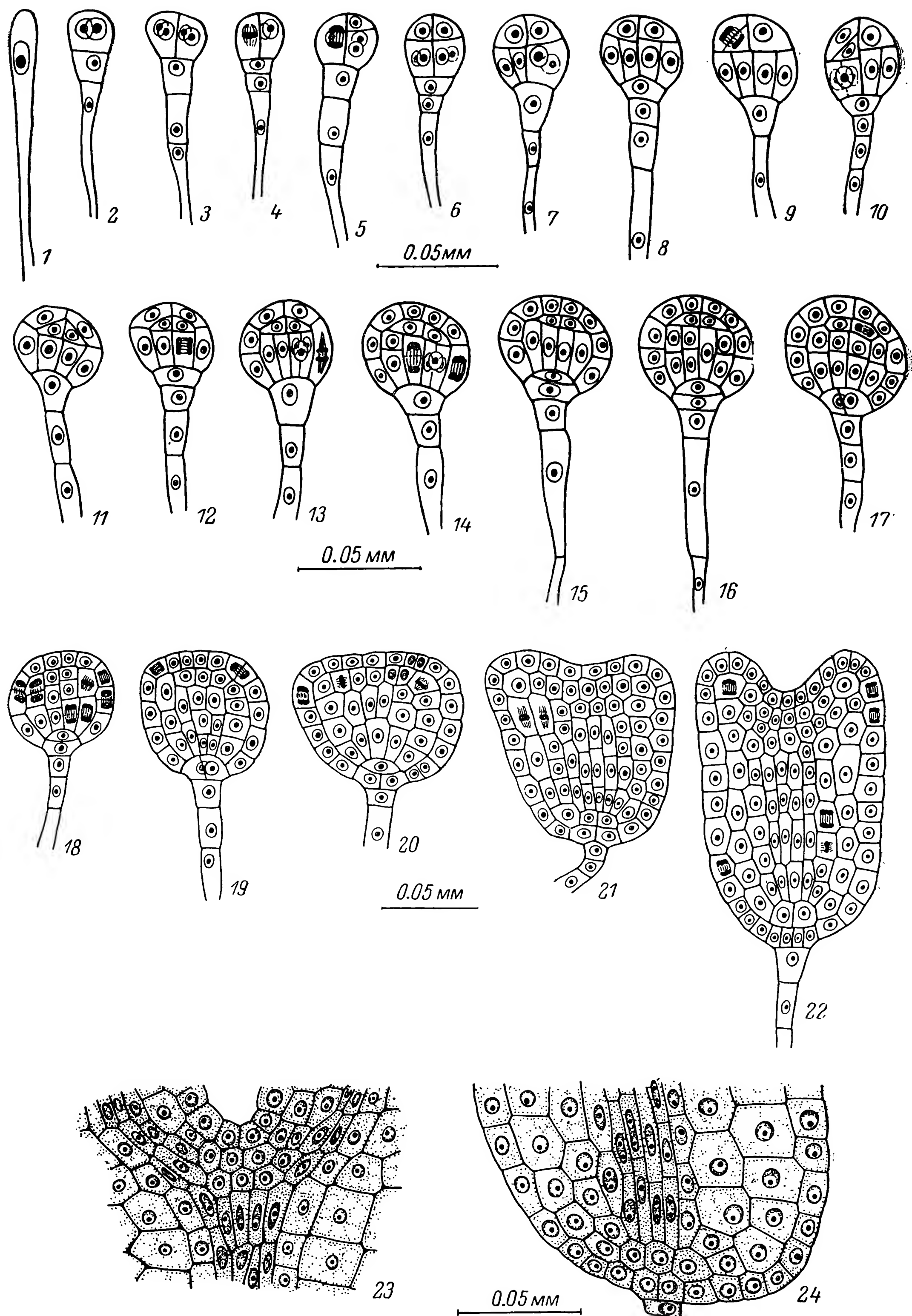


Рис. 3. Развитие зародыша у *Streptocarpus rexii.*

1—22 — этапы развития проэмбрио и зародыша; *23* — эпикотильная часть зародыша; *24* — корневой апекс зародыша; *25—28* — более поздние этапы развития зародыша.

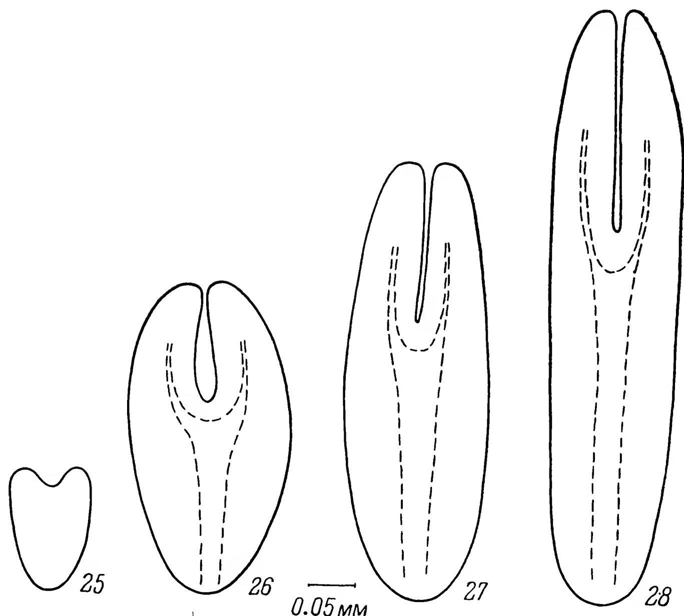


Рис. 3 (*продолжение*).

активности в апикальной и базальной зонах зародыша, происходит переход от радиальной к билатеральной симметрии. Одним из признаков начавшейся морфофизиологической перестройки может служить появление двух примордиальных семядольных бугорков у двудольных и одного у однодольных. Выделение семядолей зародыша *S. rexii* происходит за счет роста и делений клеток периблемы нижнего яруса и эмбриодермы одновременно верхнего и нижнего ярусов зародыша (рис. 3, *20—22*).

Зрелый зародыш *S. rexii* имеет удлиненный гипокотиль и одинаковые, хорошо развитые семядоли. Центральный прокамбиальный тяж четко выражен как в гипокотиле, так и в семядолях (рис. 3, *26—28*). Верхняя центральная зона зародыша (эпикотиль), лежащая между семядолями над прокамбиальным тяжом, представлена небольшим очагом меристематических клеток, морфологически не оформляется в почечку стебля (рис. 3, *23*). Корневой апекс зародыша также слабо дифференцирован, представлен несколькими клетками (рис. 3, *24*).

Обсуждение результатов

Полученные данные позволяют выявить некоторые особенности эмбрионального развития *S. rexii*. Для представителей сем. *Gesneriaceae* характерна анатропная, тенуинуцеллятная, однопокровная семяпочка (Davis, 1966). На основе тенуинуцеллятной семяпочки осуществляется мегаспорогенез. К моменту образования зародышевого мешка от нуцеллуса как такового остаются лишь дезинтегрированные клетки. Поэтому в дальнейшем развитии эмбриональных структур значительная роль принадлежит интегументальному тапетуму, непосредственно прилегающему к зародышевому мешку. Тапетум служит не только защитой, но и обеспечивает поступление питательных веществ в зародышевый мешок, а после оплодотворения — и в эндосперм, о чем свидетельствует наличие эндоспермальных гаусториев. Наши данные о формировании зародышевого мешка и процессе оплодотворения у *S. rexii* согласуются с описаниями, сделанными L. Glišić (1928, 1934) по родам *Haberlea* и *Roettlera*, G. Arekal (1961) — по роду *Klugia*, R. Adatia с соавторами (1971) — по роду *Platystemma*. Однако в отношении антипод следует указать, что в отличие от других геснериевых у *Steptocarpus rexii* они долгое время сохраняются в халазальной части зародышевого мешка, их можно видеть даже при наличии клеток эндосперма. По способу развития эндосперма *S. rexii* не является исключением в сем. *Gesneriaceae*. На начальных этапах образования эндосперма у этого вида обнаружена та же последовательность в чередовании направлений делений (первое деление

поперечное, второе — вертикальное) с последующим заложением инициалей халазального и микропиллярного гаусториев; это совпадает с данными, полученными по видам *Corytoloma cyclophyllum* (Laurent, 1923), *Haberlea rhodopensis*, по роду *Roettlera* (Glišić, 1928, 1934), по видам *Chirita lavandulacea*, *Alloplectus sanguineus* (Crété, 1949, 1955b), *Klugia notoniana* (Arekal, 1961), *Epithema carnosum* (Padmanabhan, 1966), *Platystemma violoides* (Adatia et al., 1971). В сем. *Gesneriaceae* возможна и другая направленность делений на начальных этапах формирование эндосперма, что отмечалось для *Klugia zeylanica* (Schnarf, 1921), *Ramondia nathaliae* и *R. serbica* (Glišić, 1924, цит. по: Crété, 1951), когда стенки при первом и втором делениях эндосперма возникают в поперечном направлении и образуют линейный ряд клеток, крайние из которых дают начало халазальному и микропилярному гаусториям, а средняя — первой клетке эндосперма. Микропилярный гаусторий у *Streptocarpus rexii*, как у большинства выше перечисленных родов сем. *Gesneriaceae*, образован двумя одноядерными клетками и получает сходное развитие. *S. rexii* отличается от других представителей семейства слабой степенью развития халазального гаустория: он представлен небольшой одноядерной клеткой, которая лишь в единичных случаях делится без цитокинеза и незначительно разрастается за счет разрушения близлежащих клеток. Клетка халазального гаустория очень недолговечна. Вполне возможно, что на стадии «шести клеток в эндосперме» у гибрида рода *Streptocarpus* клетка халазального гаустория дегенерировала и P. Crété (1951) не смог ее наблюдать.

Развитие зародыша *S. rexii* проходит по Onagrad-типу (Johansen, 1950), что характерно и для *Chirita lavandulacea* (Crété, 1949), *Klugia notoniana* (Arekal, 1961) и *Platystemma violoides* (Adatia et al, 1971). На стадии октантов в проэмбрио *S. treptocarpus rexii* мы не наблюдали нарушений в образовании эмбриодермы. Отделение клеток эмбриодермы у зародыша не носит синхронного характера, что мы ранее отмечали и для зародыша *Arabidopsis thaliana* из сем. *Cruciferae* (Яковлев, Алимова, 1976). Кроме того, образование перегородок в верхних и нижних клетках октантов происходит периклинально, что противоречит данным Crété (1955а), полученным им при изучении зародыша гибрида рода *Streptocarpus*. Crété наблюдал «антиклинальные, горизонтальные перегородки в верхних клетках октантов зародыша» и пришел к заключению, что эмбриодерма дифференцируется на более поздних стадиях. Возможно, указанные нарушения вызваны гибридизацией.

При формировании зародыша *S. rexii* мы наблюдали разную долю участия клеток верхнего и нижнего ярусов зародыша в закладке его тканей и органов. В образовании плеромы и периблемы зародыша участвуют только внутренние клетки нижнего яруса зародыша. Внутренние клетки верхнего яруса образуют только немногочисленные инициали эпифизиса. Выделение семядолей происходит за счет роста и делений клеток периблемы, образовавшейся в нижнем ярусе, и эмбриодермы обоих ярусов зародыша.

Зрелый зародыш *S. rexii* имеет две одинаково развитые семядоли и мощный гипокотиль. Точка роста эпикотиля морфологически не оформлена, что согласуется с наблюдениями Hielscher (1883), но в отличие от этого автора, отрицающего наличие первичного корешка в зародыше *S. polyanthus*, нам удалось установить наличие инициальных клеток корневого апекса. J. Viemont, M. Astié (1974) и Viemont (1976) наблюдали выход первичного корешка при прорастании семян *S. rexii*, хотя вскоре корешок отмирал.

Приносим глубокую благодарность Н. А. Жинкиной и Н. Н. Алексеевой за помощь при проведении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Алимова Г. К., Яковлев М. С. (1978а). К эмбриологии *Streptocarpus rexii* Lindl. (*Gesneriaceae*). Тез. докл. на VII Всес. симпозиуме по эмбриологии растений, 3. Киев. — Алимова Г. К., Яковлев М. С. (1978б). Эмбриогенез у *Streptocarpus rexii* Lindl. (*Gesneriaceae*). Тез. докл. VI съезда ВБО. Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. В кн.: Проблемы ботаники, 3. Л., Изд. АН СССР. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. В кн.: Проблемы ботаники, 3.

Л., Изд. АН СССР. — Яковлев М. С. (1972). Зародыш. БСЭ, изд. 3-е, 9. — Яковлев М. С. (1981). *Winteraceae—Juglandaceae.* В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых. Л., Наука. — Яковлев М. С., Алимова Г. К. (1976). Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*). Бот. ж., 61, 1. — Adatia R. D., Sharma J. B., Vijayaraghavan M. R. (1971). Studies in the *Gesneriaceae.* I. Morphology and embryology of *Platystemma violoides* Wall. Bot. Not. Lund, 124, 1. — Arekal G. D. (1961). Embryology of *Klugia notoniana.* Bot. Gaz., 123, 2. — Bart J. (1892). A contribution to our knowledge of seedlings. London. — Crété P. (1949). Récherches embryologiques sur les Gesnéracées. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le *Chirita lavandulacea* Stapf. Bul. Soc. Bot. France, 96, 7—9. — Crété P. (1951). Répartion et intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les angiospermes et plus particulièrement chez gamopétales. Ann. Sci. Nat. Bot., 11, 12. — Crété P. (1955a). L'application de certaines donnés embryologiques à la systématique des Orobanchacées et de quelques familles voisines. Phytomorphology, 5, 4. — Crété P. (1955b). L'origine du sac embryonnaire et le développement de l'albumen chez l'*Alloplectus sanguineus* Mart. (Gesneriacées). Bul. Soc. Bot. France, 102, 5—6. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. etc. — Gerasimova-Navashina H. N. (1960). A contribution to the cytology of fertilization in flowering plants. Nucleus, 3, 1. — Glišić L. M. (1928). Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis* Friv. Bul. Inst. Jard. Bot. Univ. Beograd, 1, 1. — Glišić L. M. (1934). Zur Kenntnis der Samenentwicklung der Gesneriaceen. Über die Endosperm- und Haustorienbildung von *Roettlera.* Bul. Inst. Jard. Bot. Univ. Beograd, 3, 1—2. — Goebel K. (1905). Organography of plants. Oxford, Clarendon press. — Hielscher T. (1883). Anatomie und Biologie der Gattug *Streptocarpus.* Beitr. Biol. Pfl., 3. — Hill A. W. (1938). The monocotylous seedlings of certains dicotyledons. With special reference to the *Gesneriaceae.* Ann. Bot., 2, 5. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. Chronica Botanica. Waltham, Mass., U. S. A. — Laurent V. (1923). Zur Entwicklungsgeschichte von *Corytoloma cyclophyllum* Dus. Svensk Bot. Tidskr., 17, 2. — Padmanabhan D. (1961). A contribution to the embryology of *Epithema carnosum.* J. Madras. Univ., B., 31, 1. — Padmanabhan D. (1966). The octant proembryo of *Epithema carnosum* Benth. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 64, 6. — Schnarf K. (1921). Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiosperman. II. *Klugia zeylanica* (R. Brown.) Gardn. Österr. Bot. Zeitschr., 70. — Souèges R. (1939). Embryogénic et classification. Actual. scient. et industr., Exposés d'embryol. et physiol. végétales, 8. — Swamy B. G. L., Padmanabhan D. (1961). The quadrant proembryo of *Epithema carnosum.* Proc. Ind. Acad. Sci., B, 53, 4. — Viemont J. D. (1976). Ontogenése de l'appareil végétatif chez le *Streptocarpus rexii* Lindl. Bul. Soc. Bot. France, 123, 9. — Viemont J. D., Astié M. (1974). Quelques particularités du développement des deux *Streptocarpus.* Bul. Soc. Bot. France, 121, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 II 1981.

УДК 663.2.039 (571) : 636.294

Р. П. Щелкунова

ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОРМОВОЙ ФИТОМАССЫ НА ТАЙМЫРЕ

R. P. SHCHELKUNOVA. ZONAL DISTRIBUTION OF FODDER PHYTOMASS IN TAIMYR PENINSULA

На основании массового геоботанического материала (по данным проективного учета и укосов) определены запасы кормовой фитомассы по ботанико-географическим зонам и подзонам: в полярных пустынях они составляют 1.1 ц/га, в арктических тундрах — 2.7, северных, средних и южных субарктических тундрах — соответственно 4.1, 5.0 и 6.6, крайнесеверных редкостойных лиственничных лесах — 9.6, северотаежных лесах — 10.1 ц/га (воздушно-сухого веса). Выявлены особенности их изменения в зональном меридиональном и вертикальном направлениях. Установлено, что максимальные запасы фитомассы трав и ив создаются в южных субарктических тундрах, а кустистых лишайников и кустарниковых берез — в северотаежных лесах. На основании ботанико-географических закономерностей распространения кормовой фитомассы даются рекомендации по хозяйственному использованию оленьих пастбищ.

Проблема рационального использования оленьих пастбищ и их охраны может быть решена лишь на основе учета естественных кормовых ресурсов. До последнего времени запасы кормовой фитомассы на Таймыре были изучены слабо

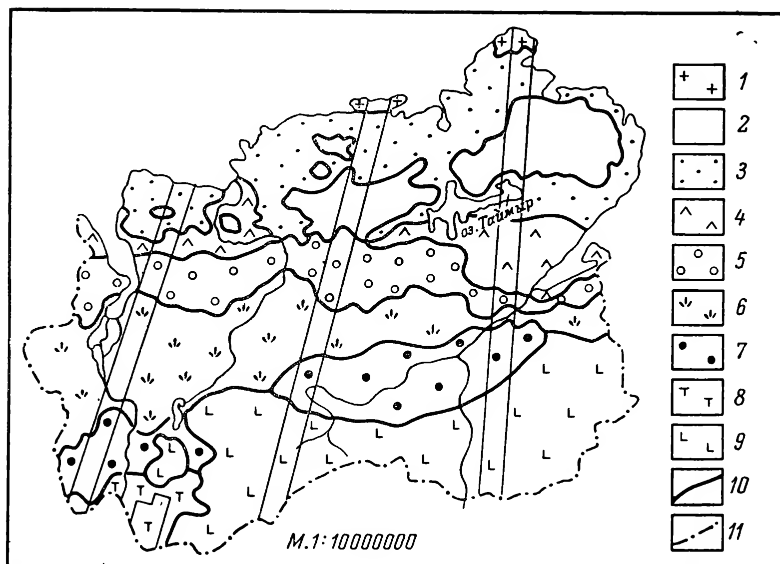


Рис. 1. Схема геоботанического районирования растительного покрова Таймыра.

1 — зона полярных пустынь; *2* — горные полярные пустыни и обедненные горные арктические тундры гор Бырранга. Тундровая зона: *3* — подзона арктических тундр; *4* — подзона северных субарктических тундр; *5* — подзона средних субарктических тундр; *6* — подзона южных субарктических тундр. Таежная зона; *7* — подзона крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов; *8* — подзона северотаежных лиственничных лесов; *9* — пояс горных тундр гор Путорана, пояс горных лесов и редколесий, *10* — граница подзон, поясов; *11* — окружная административная граница. *Вертикальные прямые* выделяют эталонные участки.

и недостаточно (Шумилова, 1931; Дедов, 1933; Александрова, 1937; Виноградова, 1937; Самбук, 1937; Савченко, 1974; Щелкунова, 1976). Возросшие запросы народного хозяйства потребовали более точного и достоверного определения кормовой фитомассы, изучения особенностей ее зонального распределения.

В целях определения запасов кормов на оленьих пастбищах в Таймырском автономном округе нами использованы следующие материалы геоботанического исследования, полученные для землеустройства, в организации и проведении которых автор принимал непосредственное участие:

1. Геоботаническая карта М. 1 : 100 000 территории округа с данными проективного учета. Использованы таксационные формулы геоботанических контуров (5120) этой карты, отражающие соотношение растительных группировок и их количественные показатели, важные для пастбищной характеристики (проективное покрытие и густота кустистых лишайников, истинное покрытие ивами, ерниками, травянистыми растениями).

2. Карта растительности и кормовых запасов Таймырского автономного округа М. 1 : 500 000, на основании которой нами произведено геоботаническое районирование растительного покрова Таймыра (рис. 1).

3. Укосы (около 2000), собранные при маршрутном наземном обследовании во всех подзонах и растительных группировках, вошедших в классификацию.

4. Разработанные нами по данным укосов таблицы запасов кормов для основных ботанических групп растений (осоки, злаки, пушицы, разнотравье, бобовые, ивы, березы, лишайники) дифференцированно для тундр, кустарников, редколесий, лесов, лугов, болот. При составлении таблиц по запасам лишайников использовали методы вычисления стандартных запасов В. Н. Андреева (1971).

5. Составленная нами классификация растительных группировок, послужившая основой при пастбищно-геоботаническом картировании.

На карте растительности и кормовых запасов Таймырского автономного округа были намечены три эталона, так как ввиду обширности территории (85.4 млн. га) пересчеты кормов во всех контурах, показанных на карте, были бы весьма трудоемки. Каждый эталон представляет собой полосу шири-

ной в 70 км, пересекающую все подзоны и пояса, от побережья Северного Ледовитого океана до южной административной границы округа в его западной, центральной и восточной частях. Общая протяженность эталонов 2500 км, площадь 17.5 млн. га, или 21.4% от территории округа (рис. 1).

Методика учета кормовых ресурсов на обширных территориях Арктики и Субарктики основана на аэровизуальном и наземном исследованиях (Андреев, 1971). Важным принципом принятой нами методики определения запаса надземной фитомассы является его учет в каждом отдельном контуре. При взятии укосов (не менее семикратной повторности) определяли высоту и покрытие растений. Травянистую растительность срезали на уровне поверхности субстрата с площадки 0.5 м²; для кустарниковых ив и берез учитывали только листву, которая отчуждалась от ветвей на площадке в 1 м². Растения, не представляющие кормовой ценности (кустарниковая ольха, кустарнички, зеленые мхи и др.), во внимание не принимались. При определении запасов кустистых лишайников учитывали лишь живую часть подеция, к которой относили верхнюю более светлую часть; нижнюю, более темную, лежащую ниже зоны роста, считали мертвой (Салазкин, 1937). Границу между живым и мертвым отрезками проводили по линии бокового ответвления подеция, на стыке светлого и темного цветов. Для определения кормовой фитомассы использовали данные укосов, взятых в основных кормовых группах растений (кустарниковые ивы, кустарниковые березы, осоки, пушицы, злаки, разнотравье, бобовые[1]). Итогом обработки явились стандартные таблицы по валовым запасам кормов, в которых для удобства пользования при дальнейших вычислениях запасы пересчитаны на 100%-е истинное покрытие (в кг/га, в воздушно-сухом состоянии), с учетом градаций по высоте растений и компановкой запасов по «группам растительности». В группы растительности объединяли сообщества, близкие по количественным показателям и хозяйственным признакам. Составленные таблицы, в которых, следуя теоретическим разработкам Л. Г. Раменского (1938), мы использовали зависимость между степенью покрытия участка растениями той или иной кормовой группы, их высотой и весом, позволяют определить кормовую фитомассу в растительных группировках при любой степени их покрытия, т. е. в каждом контуре, показанном на карте и охарактеризованном таксационной формулой. Степень покрытия кормовыми группами растений в растительных группировках определена на основании многочисленных геоботанических описаний, выполненных в типичных физико-географических районах подзоны и дополненных таксационными данными из бланков пастбищной характеристики, полученными при маршрутном геоботаническом обследовании. Показатели проективного покрытия для каждой растительной группировки с помощью стандартных таблиц переведены в запасы с учетом ее площади в контуре карты. Так, контур, расположенный на равнине в подзоне южных субарктических тундр, характеризуется следующей таксационной формулой

Λ 40	ΛY 20	=″ 20	V 10	″ 5	▲ 5
40/60	70/10	—	—	—	—
и-6	и-5	и-1	и-7	и-1	—
е-3	е-10	—	е-36	—	—
т-15	т-4	т-18	т-5	т-10	—

Λ — осоково-пушицевая мохово-лишайниковая кочкарная тундра, ΛY — ольховниковая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра, =″ — осоково-моховое болото, V — ерники кустарничково-моховые, „″“ — осоково-злаково-разнотравный луг, ▲ — каменистый субстрат, 40/60 — покрытие и густота лишайников, %; и-6 — истинное покрытие ивами, %; е-3 — истинное покрытие ерником, %; т-15 — покрытие травами, %.

[1] Суммарные запасы осок, пушиц, злаков, разнотравья, бобовых в таблицах приведены в графе «травы».

Зная долю участия растительной группировки в контуре, покрытие и густоту лишайников, среднее истинное покрытие ивами, березами (ерником), травами, с помощью составленных таблиц определяем валовой запас любого вида корма на 1 га растительной группировки контура. Для этого по стандартной таблице исчисляем валовой запас лишайников при фактическом их покрытии и густоте (40/60), умножаем на процент участия в контуре осоково-пушицевой кочкарной тундры (40) и делим на 100. Получаем валовой запас лишайников в данной растительной группировке (в кг на 1 га и на ее площадь). С помощью соответствующих таблиц в той же тундровой группировке аналогично определяем запас ив, березы и травянистых растений.

Такие пересчеты сделаны во всех растительных группировках каждого контура. Затем вычислены запасы корма (лишайников, трав, кустарниковых ив, кустарниковых берез) в западной, центральной, восточной частях подзоны, пояса (табл. 1) и в целом на площадь каждой подзоны (табл. 2).

Анализ полученных данных показал, что на Таймыре от полярных пустынь до северной тайги каждая ботанико-географическая подзона и пояс характеризуются специфичной структурой растительного покрова, своеобразным сочетанием различных биологических групп растений и определенной величиной запаса кормов, т. е. особым спектром кормовой фитомассы. Закономерности в изменении кормовой фитомассы прослеживаются также и в долготном направлении (Западный, Центральный, Восточный Таймыр).

Рассмотрим особенности распределения биологических групп растений по ботанико-географическим регионам.

Кустистые лишайники (ягели) практически отсутствуют в зоне полярных пустынь (рис. 2), в арктической и северной субарктической тундре их запасы ничтожны. На угнетение кустистых лишайников на побережье Северного Ледовитого океана обратили внимание Н. И. Кузнецов (1886), А. А. Еленкин (1909). Б. Н. Городков (1935, 1936) связывал отсутствие лишайниковых тундр в высокой Арктике с климатическим фактором. В. Н. Андреев (1977) отметил постоянное объедание кустистых лишайников дикими оленями и крайне слабое их восстановление в условиях высокоарктического климата, что является, по его мнению, главной причиной полного отсутствия запаса лишайниковых кормов в арктических районах. Заметный запас кормовых лишайников на Таймыре формируется в подзоне средних субарктических тундр (среднее покрытие лишайниками 10, густота 27%, запас 0.6 ц/га [2]). В южных тундрах запасы кустистых лишайников возрастают в 2.5 раза в связи с возрастанием площади мохово-лишайниковых фитоценозов, последние особенно широко распространены (покрытие лишайниками 40—60%) в подзоне крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов благодаря разреженности древостоя, светопроницаемости слаборазвитых крон. В результате увеличения к югу бесснежного и безморозного периода максимум запасов кустистых лишайников отмечается в подзоне северной тайги (5.9 ц/га), где значительно увеличиваются густота лишайников и площади лишайниковых массивов (рис. 2). В горных районах запас лишайников повышается от высоких уровней гор к основанию. На закономерности распределения кустистых лишайников существенное влияние оказывает выпас оленей. Наибольшие запасы лишайников в средних субарктических тундрах — в восточной части Таймыра, где естественный растительный покров используется менее интенсивно; в южных субарктических тундрах и далее к югу — в центральной части, отличающейся повышенной влажностью. Наименьшие запасы лишайников — в тундрах западной части Таймыра, испытывающих наибольшее воздействие диких оленей.

Многолетние травянистые растения в полярных пустынях хотя и создают основу кормовой фитомассы (90.9%), однако в связи с низкорослостью растений и разреженным произрастанием запасы их невелики. В массе кормовых многолетних травянистых растений в высокоширотных тундрах преобладают осоковые (0.6—1.2 ц/га), небольшую часть (0.2—0.3 ц/га) составляет разнотравье (*Cerastium regelii*, *Cardamine bellidifolia* и др.) — группа, представленная преимущественно арктоальпийскими видами, удельный вес которой

[2] Здесь и далее запасы кормовой фитомассы приводятся в воздушно-сухом состоянии.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение кормовой фитомассы основных ботанических групп по подзонам и долготным секторам Таймыра
(воздушно-сухое состояние)

Подзоны и пояса	Западный Таймыр									Центральный Таймыр								
	лишайники		зеленые корма						всего кормов, ц/га	лишайники		зеленые корма						всего кормов, ц/га
			травы		кустарниковые ивы		кустарниковые березы					травы		кустарниковые ивы		кустарниковые березы		
	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%		ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	п/га	%	
Полярные пустыни и фрагменты горных арктических тундр гор Бырранга	—	—	0.9	100.0	—	—	—	—	0.9	—	—	1.2	92.3	0.1	7.7	—	—	1.3
Арктические тундры	—	—	2.6	89.6	0.3	10.4	—	—	2.9	—	—	2.1	87.5	0.3	12.5	—	—	2.4
Северные субарктические тундры	0.1	2.8	2.5	69.5	0.8	22.2	0.2	5.5	3.6	—	—	3.2	65.3	1.2	24.5	0.5	10.2	4.9
Средние субарктические тундры	0.4	9.1	2.2	50.0	1.1	25.0	0.7	15.9	4.4	0.5	8.5	3.4	57.6	1.2	20.3	0.8	13.6	5.9
Южные субарктические тундры	1.7	25.4	2.3	34.3	1.8	26.9	0.9	13.4	6.7	2.1	26.6	3.7	46.8	1.2	15.2	0.9	11.4	7.9
Крайнесеверные редкостойные лиственничные леса	5.4	53.5	1.9	18.8	1.2	11.9	1.6	15.8	10.1	5.8	52.3	2.1	18.9	1.6	14.4	1.6	14.4	11.1
Пояс горных тундр северной части Среднесибирского плоскогорья (горы Путорана)										2.1	50.0	1.7	40.5	0.1	2.4	0.3	7.1	4.2
Пояс горных лесов и редколесий										6.7	50.0	1.3	40.5	0.8	2.4	1.3	7.1	10.1
Северотаежные редкостойные леса	5.9	58.5	1.7	16.8	0.8	7.9	1.7	16.8	10.1									

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Подзоны и пояса	Восточный Таймыр									В среднем по Таймыру								
	лишайники		зеленые корма						всего кормов, ц/га	лишайники		зеленые корма						всего кормов, ц/га
			травы		кустарниковые ивы		кустарниковые березы					травы		кустарниковые ивы		кустарниковые березы		
	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%		ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	
Полярные пустыни и фрагменты горных арктических тундр гор Бырранга	—	—	1.0	83.3	0.2	16.7	—	—	1.2	—	—	1.0	90.9	0.1	9.1	—	—	1.1
Арктические тундры	0.4	13.3	2.2	73.4	0.4	13.3	—	—	3.0	0.1	3.7	2.3	85.2	0.3	11.1	—	—	2.7
Северные субарктические тундры	0.4	10.8	2.3	62.2	0.5	13.5	0.5	13.5	3.7	0.2	4.9	2.7	65.9	0.8	19.5	0.4	9.7	4.1
Средние субарктические тундры	0.9	19.6	2.4	52.2	0.8	17.4	0.5	10.8	4.6	0.6	12.0	2.7	54.0	1.0	20.0	0.7	14.0	5.0
Южные субарктические тундры	0.9	17.6	2.4	47.1	1.3	25.5	0.5	9.8	5.1	1.6	24.2	2.8	42.4	1.4	21.2	0.8	12.2	6.6
Крайнесеверные редкостойные лиственничные леса	2.8	37.3	1.8	24.0	1.1	14.7	1.8	24.0	7.5	4.7	49.0	1.9	19.8	1.3	13.5	1.7	17.7	9.6
Пояс горных тундр северной части Среднесибирского плоскогорья (горы Путорана)	1.3	32.5	1.9	47.5	0.3	7.5	0.5	12.5	4.0	1.7	41.5	1.8	43.9	0.2	4.9	0.4	9.7	4.1
Пояс горных лесов и редколесий	4.4	52.4	1.2	14.3	0.8	9.5	2.0	23.8	8.4	5.6	60.2	1.3	14.0	0.8	8.6	1.6	17.2	9.3
Северотаежные редкостойные леса										5.9	58.5	1.7	16.8	0.8	7.9	1.7	16.8	10.1

Примечание. Запасы кормов горных поясов «Лонтокойского камня» (Западный Таймыр) отнесены к Центральному Таймыру. В пределах Центрального и Восточного Таймыра северотаежных редкостойных лесов нет.

ТАБЛИЦА 2

Валовые запасы кормовой фитомассы по ботанико-географическим регионам Таймыра (тыс. т., воздушно-сухое состояние)

Подзоны и пояса	Площадь		Лишайники	Зеленые корма				Всего кормов	
	тыс. га	%		травы	кустарниковые ивы	кустарниковые березы	всего зеленых кормов	тыс. т	%
Зона полярных пустынь и фрагменты горных арктических тундр гор Бырранга	6757	7.9	—	675.7	67.6	—	743.3	743.3	1.6
Подзона арктических тундр	16780	19.7	167.8	3859.4	503.4	—	4362.8	4530.6	10.0
Подзона северных субарктических тундр	5972	7.0	119.4	1612.4	477.8	238.9	2329.1	2448.5	5.4
Подзона средних субарктических тундр	9586	11.2	575.2	2588.2	958.6	671.0	4217.8	4793.0	10.5
Подзона южных субарктических тундр	15905	18.6	2544.8	4453.4	2226.7	1272.4	7952.5	10497.3	23.1
Подзона крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов	8791	10.3	4131.8	1670.3	1142.8	1494.5	4307.6	8439.4	18.5
Подзона северотаежных редкостойных лесов	1685	2.0	994.2	286.5	134.8	286.5	707.8	1702.0	3.7
Пояс горных тундр северной части Среднесибирского плоскогорья (горы Путорана)	11853	13.9	2015.0	2133.5	237.1	474.3	2844.9	4859.7	10.7
Пояс горных лесов и редколесий	8053	9.4	4509.7	1046.9	644.4	1288.5	2979.8	7489.5	16.5
ИТОГО	85382	100.0	15057.9	18326.3	6393.2	5725.1	30445.6	45503.5	100.0

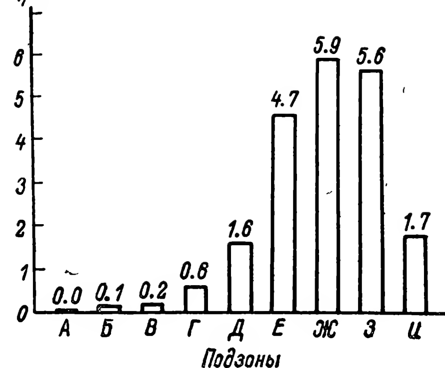


Рис. 2. Запасы кустистых лишайников по подзонам Таймыра (ц/га).

А — зона полярных пустынь и обедненные горные арктические тундры, *Б* — арктические тундры, *В* — северные субарктические тундры, *Г* — средние субарктические тундры, *Д* — южные субарктические тундры, *Е* — крайнесеверные редкостойные лиственничные леса, *Ж* — северотаежные редкостойные леса, *З* — пояс горных лесов и редколесий, *И* — пояс горных тундр гор Путорана.

особенно высок среди трав в полярных пустынях, незначительны запасы злаков — *Phippsia algida*, *Deschampsia borealis* и др. (0.1 ц/га). Запасы многолетних травянистых растений в северных и средних субарктических тундрах составляют 2.7 ц/га, максимума они достигают в южных субарктических тундрах (2.8 ц/га), в подзонах крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов и северной тайги запасы их заметно снижаются, что обусловлено (Локинская, 1967) биоэкологическими факторами (широкое развитие лишайников, изреживание травостоя, обеднение его флористического состава).

В горах формирование массы многолетних травянистых растений уменьшается от верхнего пояса (горные тундры) к нижнему (горные леса и редколесья). Наибольшие запасы кормов многолетние травянистые растения создают в центральной части Таймыра (северные, средние, южные субарктические тундры). Этому благоприятствуют лучшие условия обеспеченности влагой, широкое распространение осоково-пушицевых кочкарных тундр (44%) и болотных фитоценозов (18%) с большой массой осоковых. Общими чертами структуры запасов многолетних травянистых растений для Таймыра и восточноевропейского севера (Андреев, 1966) являются преобладание массы осоковых растений и незначительное участие во всех подзонах злаковых.

Как известно (Городков, 1935; Андреев, 1954; Александрова, 1971), наличие кустарниковых и кустарничковых ив является характерной особенностью покрова северных ботанико-географических регионов, особенно тундры. Листва ив образует весьма низкие запасы в полярных пустынях (0.1 ц/га) и арктических тундрах (0.3 ц/га), так как в высокой Арктике типичны мелкие их формы (*Salix polaris*, *S. arctica*, *S. reptans*), не составляющие в общей кормовой фитомассе и десятой доли. В северных и средних субарктических тундрах запасы их возрастают в 4 раза в связи с появлением кустарниковых ив (*S. lanata*, *S. glauca* и др.), продуцирующих значительную массу листвы и являющихся существенным компонентом структуры тундровых фитоценозов. В южных субарктических тундрах в связи с возрастанием площади ивняковых группировок (18.7%), особенно зарослей ив, создаются наивысшие их запасы — 1.4 ц/га, или 21.2% от общей кормовой фитомассы (рис. 3). Еще южнее масса листвы ив уменьшается: в подзоне крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов незначительно, а в северотаежных лесах по сравнению с южными тундрами — почти в 2 раза. В горных массивах кустарниковые ивы формируют небольшие запасы (0.2—0.8 ц/га). В структуре кормовой фитомассы в поясе горных лесов и редколесий ивы составляют менее 9%. Их масса возрастает от верхнего пояса к нижнему. Существенное влияние на распределение кустарниковых ив оказывает мощность снежного покрова. Так, в приенисейской части подзоны южных тундр, для которой характерна значительная глубина снега, формируются значительные запасы листвы ив, далее к востоку, в результате уменьшения мощности снежного покрова и усиления континентальности климата, запасы листвы ив снижаются.

К у с т а р н и к о в ы е б е р е з ы. Их распределение (на Западном Таймыре — *Betula nana*, восточнее — *B. exilis*) представляет важный диагностический признак на рубеже между подзонами арктических и субарктических тундр; в полярных пустынях и арктических тундрах кустарниковые березы отсутствуют. Это вызвано малой глубиной снежного покрова, что зимой при сильных ветрах губительно для ерников (Городков, 1935). Небольшие запасы листвы (0.4 ц/га) они создают в северных субарктических тундрах,

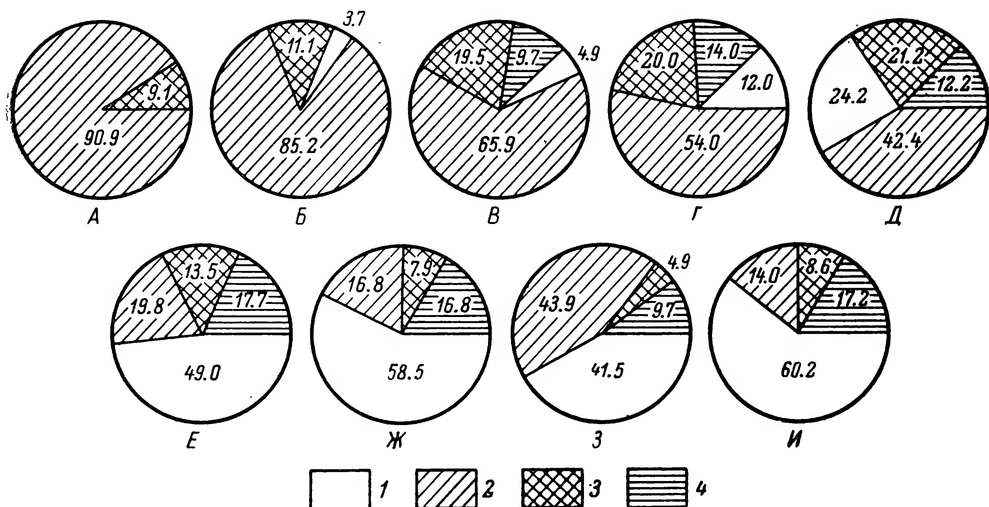


Рис. 3. Соотношение кормовой фитомассы отдельных биологических групп растений (в %) по ботанико-географическим регионам Таймыра.

А—И — то же, что и на рис. 2. *1* — лишайники, *2* — травы, *3* — кустарниковые ивы, *4* — кустарниковые березы.

где фитоценозы с развитым ярусом кустарниковых берез в растительном покрове не превышают 10% (табл. 1). Далее к югу — в средних и южных субарктических тундрах — запасы листвы берез закономерно возрастают в связи с широким развитием ерниковых тундр. Их максимум (1.7 ц/га) отмечается в подзонах крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов и северной тайги. Здесь благодаря меньшей силе ветра, равномерному распределению более мощного снежного покрова кустарниковые березы входят в состав многих растительных сообществ. Весьма характерно соотношение между кустарниковыми березами и ивами. Из общего запаса листвы кустарников на долю кустарниковых берез приходится 68, в подзоне крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов — 57, в южных субарктических тундрах — 36, в средних — 41, в северных — 33%. Итак, удельный вес запасов кустарниковых берез возрастает к югу, а кустарниковых ив — к северу. По данным Андреева (1966, 1970), это связано с бореализацией тундровых экосистем (ведущий процесс в плане мезодинамических явлений) вследствие потепления климата на современном этапе: более быстрой экспансией ив (на границе между средними и северными субарктическими тундрами проявляется экспансия *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. pulchra*) и медленной — кустарниковых берез. В горных регионах возрастание запасов кустарниковых берез происходит сверху вниз. Специфика изменения запасов листвы кустарниковых берез в меридиональном направлении состоит в том, что в средних и южных субарктических тундрах наиболее высоки запасы кустарниковых берез в центральных районах, далее к югу, включая и горные массивы, — в восточных, менее испытывающих воздействие сильных ветров и с относительно лучшими почвенно-грунтовыми условиями (по склонам горных массивов Анабарского плато) (Сочава, Городков, 1956).

Подзонам тундровой зоны Таймыра свойственны более низкие, чем соответствующим подзонам на восточноевропейском севере, запасы трав, ив, берез, а в северных и южных тундрах — и лишайников. Максимум кормовой фитомассы этих биологических групп растений под воздействием сурового климата здесь смещается на одну-две подзоны к югу.

Особенности выделенных геоботанических регионов с точки зрения распределения кормовых запасов следующие.

Зона полярных пустынь. В Таймырском автономном округе к этой зоне относятся архипелаг Северная Земля, а на п-ве Таймыр — мыс Челюскин (Матвеева, Чернов, 1976). Как элемент вертикальной поясности полярные

пустыни довольно широко распространены в горах Бырранга, где занимают наиболее высокие поднятия от р. Пясины до бухты Марии Прончищевой. По данным В. Д. Александровой (1970, 1977), в полярных пустынях ведущая роль принадлежит лишайникам, их фитомасса от общей надземной составляет 66% (значительную часть создают накипные лишайники), а на долю цветковых растений приходится не более 4%. На мысе Челюскин (Матвеева, Чернов, 1976) в растительном покрове преобладают мхи и лишайники, роль цветковых растений минимальна. Наши данные для полярных пустынь в горах Бырранга тоже свидетельствуют о весьма низких запасах кустистых лишайников. Общий запас кормовой фитомассы в поясе горных полярных пустынь и горных (обедненных) арктических тундр гор Бырранга — 1.1 ц/га. Она представлена на 90.9% (рис. 3) многолетними травянистыми растениями (осоки, пушицы, разнотравье, злаки), из которых более половины составляет разнотравье, злаков очень мало. В северной части округа в горных полярных пустынях фитомасса, представляющая кормовую ценность, состоит лишь из травянистых растений (табл. 1), что, на наш взгляд, связано с более частыми и сильными ветрами, тогда как в более восточных районах полуострова к группам травянистых растений присоединяются стелющиеся виды ив, хотя их доля от общего запаса кормовой фитомассы невелика (табл. 1). В полярных пустынях — самый низкий запас кормов, использование их для целей оленеводства весьма затруднительно.

Подзона арктических тундр. В связи с более или менее сомкнутым растительным покровом кормовая фитомасса в этой подзоне по сравнению с полярными пустынями возрастает в 2.5 раза. Основу ее также создают травянистые растения, и лишь 11.1% приходится на долю стелющихся видов ив — *Salix polaris*, *S. arctica*, *S. reptans* (рис. 3). Запасы кустистых лишайников весьма низки (рис. 2). Общий запас зеленой кормовой фитомассы на Таймыре более чем в 2 раза ниже, чем в арктических тундрах восточноевропейского сектора (Андреев, 1954), и примерно такой же, как в арктических тундрах ЯАССР (Щелкунова, 1970).

Подзона северных субарктических тундр. Общий запас кормов в связи с увеличением главным образом запаса листвы ив по сравнению с предыдущей подзоной снова удваивается и достигает 4.1 ц/га (табл. 1). По-прежнему преобладают многолетние травянистые растения (65.9%). На долю листвы ив (*Salix lanata*, *S. glauca* и др.), представляющих здесь передний край наступления южных флористических элементов (Андреев, 1970), приходится 19.5%. Характерно появление кустарниковых берез (в западной части Таймыра — *Betula nana*, в восточной — *B. exilis*), отсутствующих в более северных регионах (рис. 3). По фитомассе зеленых кормовых растений рассматриваемая подзона значительно уступает аналогичной подзоне на восточноевропейском севере (Андреев, 1954). Это объясняется тем, что кустарники, дающие наибольшую массу из всех компонентов, входящих в структуру зеленых кормов, на Таймыре менее распространены (31.5%) (Савченко, 1974), чем на европейском севере. Однако по сравнению с северными субарктическими тундрами ЯАССР (Щелкунова, 1970) кормовая масса зеленых растений на Таймыре несколько выше.

Подзона средних субарктических тундр. Кормовая фитомасса возрастает до 5.0 ц/га (табл. 1) главным образом за счет кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*) и ерника. Подавляющая масса корма — зеленые растения (рис. 3). Преобладание трав сохраняется (2.7 ц/га), но удельный вес их здесь по сравнению с подзоной северных субарктических тундр продолжает снижаться с 65.9 (в северных тундрах) до 54.0 (в средних). Характерно упрочение позиции кустарниковых березю. Наиболее высокие запасы кормовой фитомассы — в центральной части подзоны, где под прикрытием гор Бырранга от сильных ветров больше развиты кустарниковые тундры.

Подзона южных субарктических тундр. Общая кормовая фитомасса — 6.6 ц/га; $^1/_4$ ее составляют лишайники (рис. 3), $^3/_4$ — зеленые растения, максимума достигает запас трав (2.8 ц/га) и ив (1.4 ц/га). Так же, как и в предыдущих подзонах, в центральной части южных субарктических тундр запасы выше главным образом за счет широкого развития осоково-пушицевых кочкарных

тундр. В южных тундрах Таймыра запасы листвы ив и особенно берез значительно уступают таковым на Печорском севере (Вахтина, 1963, 1964). В тундровых сообществах ЯАССР (Щелкунова, 1970) запасы кормов варьируют от 3.6 до 9.5 ц/га, в кустарниковых — от 6.2 до 10 ц/га, а запасы кустистых лишайников в зависимости от растительной группировки колеблются в пределах 1.4—13.4 ц/га.

Подзона крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов (лесотундра). Запас кормовой фитомассы достигает 9.6 ц/га (табл. 1). Лишайники составляют почти половину. Сокращается запас листвы ивы, значительно возрастает запас листвы кустарниковой березы, достигающий здесь максимума (рис. 3). Общий кормовой запас наиболее высокий в центральной части подзоны, низкий — в восточной. При относительной стабильности запасов зеленых растений запас лишайников в восточной части подзоны (2.8 ц/га) сокращается более чем в 2 раза по сравнению с центральной (5.8 ц/га), где под влиянием неумеренного выпаса значительно снижаются высота и покрытие лишайников (Щелкунова, 1979). Общий запас зеленых кормов и листвы кустарниковых берез в рассматриваемой подзоне на Таймыре ниже, чем на восточноевропейском севере (Андреев, 1954), что, на наш взгляд, связано с менее широким распространением ерников и меньшей глубиной снежного покрова на Таймыре. Фитомасса же травянистых растений, ив и кустистых лишайников здесь выше.

Подзона северотаежных редкостойных лесов характеризуется максимальным по сравнению с другими подзонами запасом кормовой массы (10.1 ц/га). Абсолютный вес лишайников 5.9 ц/га (рис. 2), их доля в общих запасах массы достигает почти 60%.[3] Запас ив продолжает сокращаться, в то время как запас ерников остается на прежнем высоком уровне.

Горные районы. В запасе кормов в отличие от равнинных территорий ерники преобладают над ивняками (в 2 раза) и более высока доля лишайников. Изменение кормовых спектров отдельных поясов подчиняется тем же закономерностям, которые выявились в ряду широтных регионов. Сверху вниз в целом возрастает общий запас кормовой фитомассы, доля лишайников удваивается, роль трав снижается, повышаются запасы кустарников. На плато Путорана и Котуйском существенна роль кустистых лишайников и трав, ив мало и в общей фитомассе кустарников преобладает листва ерника; на Анабарском массиве больше лишайников и трав; на пологих склонах невысоких гор заметнее распространены ивовые группировки, поэтому в поясе горных тундр запас листвы ив такой же, как ерников.

На Таймыре запасы кормовой фитомассы в среднем составляют 5.3 ц/га, в том числе: кустистые лишайники (ягели) — 1.8 (33.0%), травы — 2.2 (40.3%), ивы — 0.8 (14.1%), кустарниковые березы — 0.7 (12.6%). Наибольшие запасы — в подзоне южных субарктических тундр — 10.5 млн. т, или 23.1% от всех кормовых запасов округа (табл. 2). Далее следует подзона крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов (8.4 млн. т) и пояс горных лесов и редколесий (7.5 млн. т). Максимум лишайниковых кормов свойствен подзоне крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов (4.1 млн. т) и южным тундрам (2.5 млн. т). Естественные кормовые ресурсы Таймыра определяются величиной 45.5 млн. т, в том числе лишайников 15.0, трав и кустарников — 30.5 млн. т.

На основе полученных данных можно сделать следующие выводы о зональном распределении запасов кормовой фитомассы на Таймыре:

1. Общий запас зеленых кормов возрастает от более северных подзон к южным, максимум их формируется в южных субарктических тундрах. Южнее запас зеленых кормов уменьшается. В горных районах повышение запаса зеленых кормов происходит от пояса горных тундр к поясу горных лесов и редколесий. По долготным секторам наибольшие запасы зеленых кормов в Центральном Таймыре. В горных районах южной части округа (горы Путорана) они более высоки на востоке.

---

[3] В Канаде, по сообщению G. W. Scotter (1962), средняя продуктивность древесных лишайников (*Alectoria jubata*, *Evernia mesomorpha*, *Usnea hirta*) в еловых лесах — около 485 кг на акр, в сосновых лесах — 830, но доступными из этой массы для карибу в качестве корма является лишь 275 и 154 кг соответственно.

2. Основу зеленых кормов от полярных пустынь до южных субарктических тундр, а также в поясе горных тундр создают травянистые растения.

3. Максимум листвы кустарниковых ив и кустарниковых берез формируется в различных подзонах. Запасы листвы ив возрастают от зоны полярных пустынь к подзоне южных субарктических тундр, где и достигают максимума; в более южных подзонах их фитомасса снижается. Наиболее высокие запасы листвы берез создаются в подзонах крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов и северотаежных лесов, к северу от которых они снижаются. В горах на юге полуострова (горы Путорана) запасы листвы ив и берез повышаются от верхнего пояса (пояс горных тундр) к нижнему (пояс горных лесов и редколесий).

4. Наибольшие запасы лишайников типичны для северной тайги, крайнесеверных редкостойных лиственничных лесов и пояса горных лесов и редколесий (рис. 3). Во всех более северных подзонах (южные, средние и северные субарктические тундры) они меньше в 3 раза. В полярных пустынях кустистые лишайники почти отсутствуют, низки их запасы и в арктических тундрах. В меридиональном направлении повышение запасов кустистых лишайников в арктических, северных и средних субарктических тундрах отмечается к востоку, в остальных подзонах, включая и горные районы, — в Центральном Таймыре.

5. Максимальный общий запас растительности, представляющей кормовую ценность, характерен для подзоны северотаежных лиственничных лесов. От полярных пустынь до северной тайги запасы кормов возрастают в 9 раз, при переходе от одной подзоны в другую их становится больше в 1.5 раза. В арктических тундрах кормовая фитомасса выше на востоке, в других более южных подзонах — в их центральной части.

Установление ботанико-географических закономерностей распределения кормовой фитомассы имеет важное практическое значение для организации кормовой базы северного оленеводства. Так, травянистые растения, кустарниковые ивы и частично кустарниковые березы, ежегодно создающие значительные запасы к северу от южных субарктических тундр, а в горах Путорана — в поясе горных тундр, благоприятны по своему ботаническому составу для летнего питания северных оленей, целесообразно использовать летом. Максимальные запасы кустистых лишайников, представляющих основу зимнего рациона оленя, сосредоточены в более южных подзонах (северотаежные леса, крайнесеверные редкостойные лиственничные леса), а в горах — в поясе лесов и редколесий; эти пастбища рациональнее использовать в зимнее время.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1937). Тундры правобережья реки Попигай. Тр. Аркт. инст., Геоботаника, 63, Л., Изд. Главсевморпути. — Александрова В. Д. (1970). Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон Арктики. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, Коми кн. изд. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Александрова В. Д. (1977). Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., Наука. — Андреев В. Н. (1954). Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию. Автореф. докт. дис. Л. — Андреев В. Н. (1966). Особенности зонального распределения надземной фитомассы на восточно-европейском Севере. Бот. ж., 51, 10. — Андреев В. Н. (1970). Некоторые географические закономерности в распределении надземной фитомассы в тундровой зоне в связи с продвижением на север древесно-кустарниковой растительности. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, Коми кн. изд. — Андреев В. Н. (1971). Методика учета и картирования кормовых запасов Субарктики. Раст. ресурсы, 7, 3. — Андреев В. Н. (1977). Роль антропогенных факторов в развитии северных биогеоценозов. В кн.: Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск, кн. изд. — Вахтина Т. В. (1963). Тундровые кустарники, их использование в оленеводстве. Тр. НИИСХ Крайнего Севера, 11. Норильск. — Вахтина Т. В. (1964). Динамика урожайности и использование листьев некоторых кормовых кустарников тундры в оленеводстве. Проблемы Севера, 8. М.; Л., Наука. — Виноградова Л. П. (1937). Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясины. Тр. Аркт. инст., Геоботаника, 63. Л., Изд. главсевморпути. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР.М.; Л. Изд. АН СССР. — Городков Б. Н. (1936). Итоги изучения прироста лишайников. Сов. оленеводство. 8. Л., Изд. Главсевморпути. — Дедов А. А. (1933). Материалы к инвентаризации кормовой площади Таймырского округа. В кн.: Советское оленеводство, 2. Л., Изд. Инст. оленеводства — Еленкин А. А. (1909).

Лишайники полярного побережья Сибири. Зап. Акад. наук, 8, 27, 1. — Кузнецов И. И. (1886). Материалы к лишайниковой флоре Новой Земли. Бот. зап., издававш. при Ботан. саде Сиб. унив., 1. — Локинская М. А. (1967). Лишайники и их роль в эволюции растительного покрова лесотундры. В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., Наука. — Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. (1976). Полярные пустыни полуострова Таймыр. Бот. ж., 61, 3. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Савченко И. В. (1974). Запасы зеленых кормов на оленьих пастбищах в субарктических тундрах правобережья Енисея. В кн.: Сельское и промысловое хозяйство Крайнего Севера. Норильск, Красноярское кн. изд. — Салазкин А. С. (1937). Быстрота роста кормовых лишайников. В кн.: Сов. оленеводство, 11. Л., Изд. Главсевморпути. — Самбук Ф. В. (1937). Растительные ресурсы Таймыра. Проблемы Арктики, 3. — Сочава В. Б., Городков Б. Н. (1956). Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Шумилова Л. В. (1931). Материалы по изучению оленьих пастбищ в районе оз. Пясино и Норильских гор в Туруханском крае. Материалы по изучению Сибири, 4. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Щелкунова Р. П. (1970). Растительность тундровой зоны ЯАССР. Автореф. канд. дис. Иркутск. — Щелкунова Р. П. (1976). Особенности зонального распространения кормовой фитомассы на Таймыре. Бюл. науч.-техн. информации НИИСХ Крайнего Севера, 11. Норильск. — Щелкунова Р. П. (1979). Прирост кормовых лишайников и их распространение на Енисейском Севере. Бот. ж., 64, 8. — Scotter G. W. (1962). Productivity of arboreal lichens and their possible importance to Barren-ground caribou. Canad. Wild., serv. depart. northern affairs and national resources. Edmonton, Alberta, Canada.

Норильский научно-исследовательский
институт Крайнего Севера.

Получено 15 VII 1976.
Вторично 16 VI 1981.

УДК 581.3 : 582.57

А. Г. Смирнов, Л. Ш. Граханцева

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОЛОГИИ *FRITILLARIA MELEAGROIDES (LILIACEAE)*

A. G. SMIRNOW, L. SH. GRAKHANTSEVA. SOME PECULIARITIES OF THE EMBRYOLOGY OF *FRITILLARIA MELEAGROIDES (LILIACEAE)*

Зародышевый мешок *Fritillaria meleagroides* развивается по Fritillaria-типу с умеренной депрессией халазальной области. В ходе первого митотического деления вследствие неполного объединения веретен в халазальной части возможно образование двух диплоидных и двух гаплоидных ядер вместо двух триплоидных. Особенностью этого вида является способность к полиэмбрионии, проявляющаяся в образовании проэмбрио синергидного и антиподного происхождения. Эндосперм в норме развивается по нуклеарному типу, в некоторых случаях его ядра на ранних стадиях обнаруживают так называемую особую структуру. Отмечен случай аномального развития эндосперма с преждевременным клеткообразованием при неоплодотворенной яйцеклетке. Возникшие при этом клетки обособляются и приобретают активный зиготообразный облик.

Fritillaria meleagroides Patrin ex Schult. et Schult. f. — луковичный геоэфемероид из семейства лилейных, относящийся к числу редких видов растений, ареал которых сокращается. Ввиду высокой декоративности он несомненно заслуживает интродукции наряду с другими видами рябчиков (Ротов, 1972). На территории Татарии этот вид рода *Fritillaria* встречается в немногих пунктах — в поймах рек Свияга (Буинский район) и Ик (Азнакаевский район). В условиях ТАССР он очень изменчив, особенно это относится к растениям, произрастающим близ с. Козловка Буинского р-на. Темная окраска цветков и неясный шахматный рисунок на листочках околоцветника, характерный для *F. meleagroides*, сочетаются у них с тупой или даже вдавленной верхушкой коробочки, типичной для *Fritillaria melagris* L., поэтому возникло предположение о гибридогенном происхождении данной популяции, для проверки которого первоначально и было запланировано проведение цитоэмбриологических исследований растений этой популяции *F. meleagroides*.

Однако изучение микро- и макроспорогенеза не дало прямых цитологических подтверждений гибридогенности растений этой популяции. Во всех случаях мейоз протекает без каких-либо нарушений, столь обычных для гибридов (Поддубная-Арнольди, 1976). Это не исключает, конечно, возможности возникновения данной популяции в результате давнего гибридизационного процесса, носившего характер интрогрессии.

Между тем изучение эмбриологии *F. meleagroides* представляет и более широкий интерес, поскольку этот биологически интересный декоративный вид ранее в этом отношении никем не исследовался. Проведенные нами общеэмбриологические исследования *F. meleagroides* позволили выявить ряд интересных особенностей.

Материал и методика

Материал был собран как в естественных местообитаниях, так и в условиях культуры в Казанском ботаническом саду в 1975—1977 гг. Фиксация производилась смесью Чемберлена (60% спирт — 90 ч, формалин — 5 ч, уксусная кислота — 5 ч). При изготовлении препаратов толщина срезов — 25—30 мк, для окраски использовались гематоксилин по Гейденгайну и Деляфильду, а также реакции Фёльгена. В последнем случае срезы подкрашивались лихтгрюном.

Результаты и обсуждение

Семяпочка *F. meleagroides* анатропная, тенуинуцеллятная, двупокровная, с микропиле, образованным внутренним интегументом. Зародышевый мешок развивается по Fritillaria-типу с умеренной депрессией халазальной области, т. е. так же, как и у всех ранее изученных видов рябчиков (Петрова, 1977). После двух мейотических делений ядра материнской клетки макроспоры возникает первичный четырехъядерный зародышевый мешок или, по терминологии И. Д. Романова (1971), четырехспоровый ценоцит. Ядра макроспор располагаются более или менее ромбообразно, поскольку ядра диады обычно делятся в параллельных плоскостях, но во взаимно перпендикулярных направлениях. Однако они образуют не истинный ромб, а несколько деформированный тетраэдр. Деформация связана с тем, что уже на этой стадии зародышевый мешок имеет не округлую, а овальную форму и, кроме того, несколько сплюснут с боков. Реже ядра располагаются дугообразно, зигзагообразно или почти линейно, что обычно не приводит к каким-либо нарушениям дальнейшего развития.

Перед первым митотическим делением ядер четырехспорового ценоцита наблюдается заметный продольный рост его в направлении микропиле. В верхней трети зародышевого мешка под микропилярным ядром цитоплазма разреживается, и к концу периода деления в нем обнаруживаются первые признаки вакуолизации, сопровождающиеся, по-видимому, перемещениями цитоплазмы к полюсам ценоцита. В результате этих процессов микропилярное ядро отделяется от трех других, взаиморасположение которых изменяется лишь незначительно, особенно при типичном, ромбообразном расположении ядер по окончании мейоза. Таким образом, поляризация в зародышевом мешке *F. meleagroides* осуществляется по схеме, близкой к описанной Романовым (1965) для видов родов *Rhinopetalum* и *Gagea*.

В ходе первого митотического деления у микропилярного конца образуются два гаплоидных ядра, одно из которых располагается у вершины зародышевого мешка, второе — несколько ниже, сбоку от появляющейся в это время вакуоли. В халазальном конце это деление сопровождается слиянием трех веретен в одно (эффект Карано-Бамбачиони), в результате чего образуются два триплоидных ядра, расположенных большей частью одно над другим (рис. 1, *А*). Иногда в результате этого деления в халазальном конце образуются не два, а четыре ядра (рис. 1, *Б*). Судя по размерам ядер и числу ядрышек, можно предположить, что два из них диплоидны, а два гаплоидны. Эти случаи объясняются, по-видимому, неполным слиянием веретен в ходе деления по Карано-Бамбачиони. Иногда, кроме двух крупных ядер, в халазальном

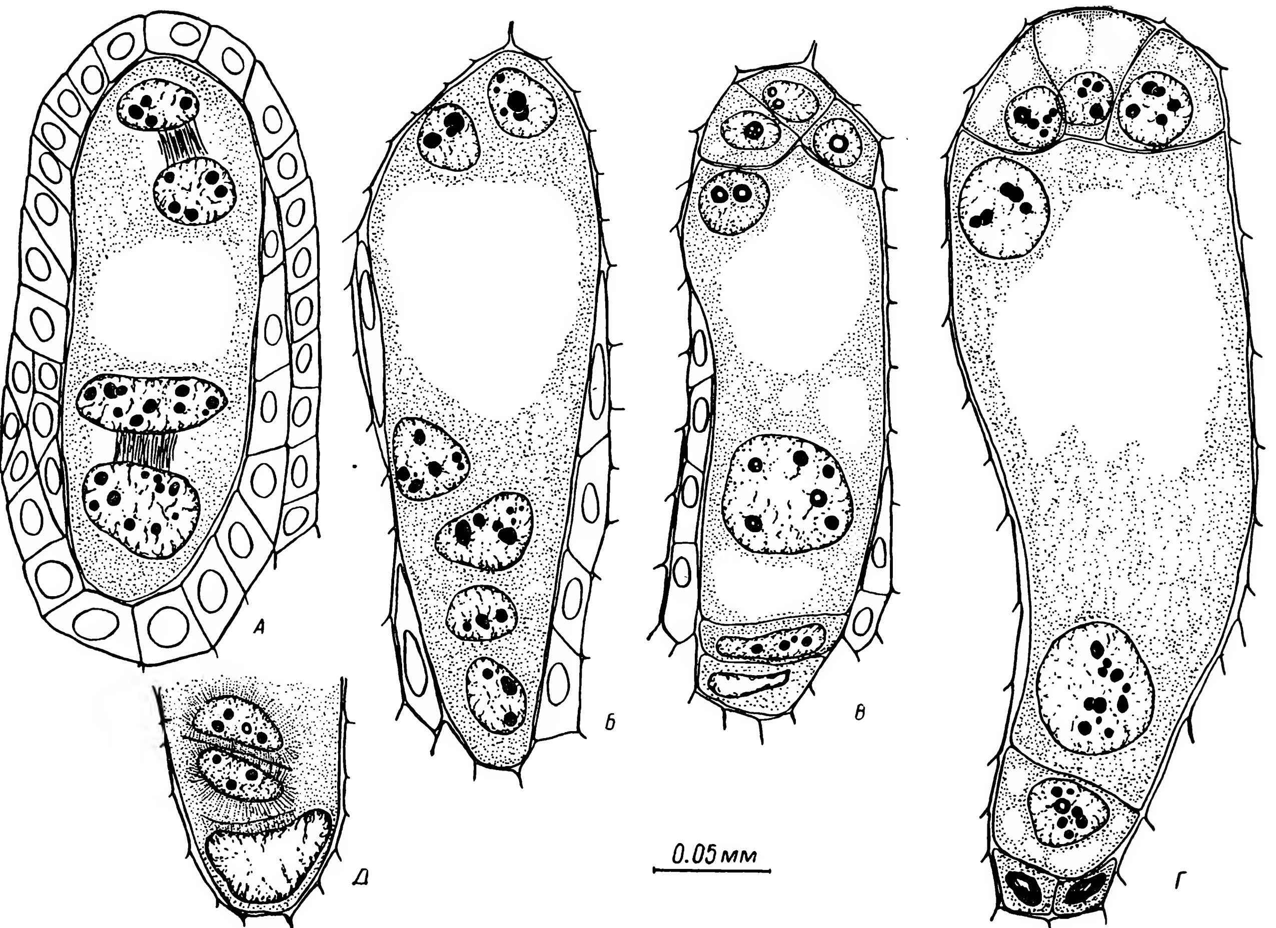


Рис. 1. Некоторые стадии развития зародышевого мешка *Fritillaria meleagroides*.

А — вторичный четырехъядерный зародышевый мешок, *Б* — аномальный случай образования двух диплоидных и двух гаплоидных ядер в халазальной части зародышевого мешка, *В* — шестиклеточный зародышевый мешок вскоре после клеткообразования, *Г* — зрелый семиклеточный зародышевый мешок, *Д* — телофаза второго митотического деления в халазальной части зародышевого мешка.

конце можно видеть одно или два микроядра, что можно объяснить аналогичным образом.

Во втором митотическом делении, как правило, принимают участие два микропилярных и верхнее халазальное ядра. Нижнее халазальное ядро остается неподелившимся и впоследствии дегенерирует (рис. 1, *Д*). В результате заложения системы первичных и вторичных фрагмопластов это деление заканчивается образованием шестиклеточного семиядерного зародышевого мешка (рис. 1, *В*). В некоторых случаях делятся оба халазальных ядра, и тогда антиподальный аппарат состоит из трех клеток (рис. 1, *Г*).

Зрелый зародышевый мешок *F. meleagroides* характеризуется слабой дифференцированностью клеток яйцевого аппарата (рис. 1, *Г*) — это распространенное явление среди лилейных, у которых развитие зародышевого мешка происходит по Fritillaria-типу (Герасимова-Навашина, 1962; Гваладзе, 1973; Петрова, 1977).

Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок, как правило, через синергиду. В одном случае мы наблюдали вхождение пыльцевой трубки, минуя синергиды (см. рис. 3, *В*). Оплодотворение как в яйцеклетке, так и в центральной клетке протекает вполне нормально, обе синергиды при этом остаются неповрежденными, а в пыльцевой трубке обнаруживается только одно Х-тело — ядро вегетативной клетки. В момент освобождения спермиев их размеры и окраска почти одинаковы, что особенно хорошо видно в момент вхождения дополнительной пыльцевой трубки, спермии которой задерживаются в синергиде (рис. 2, *А*). Таким образом, обнаруженные Н. С. Беляевой (1973, 1975) для ряда видов растений различия между парой спермиев одной пыльцевой трубки у *F. meleagroides* (по крайней мере на этой стадии) выявить не удалось.

Спермии претерпевают заметные изменения после вступления одного из них в контакт с верхним полярным ядром, а другого — с ядром яйцеклетки. Находящийся в контакте с верхним полярным ядром спермий разрыхляется и увеличивается в размерах значительно быстрее другого (рис. 2, *А*, *А'*, *Б*). Эти различия носят, по нашему мнению, вторичный характер и связаны не с исходной разнокачественностью спермиев, а скорее с физиологическими различиями центральной клетки и яйцеклетки (Герасимова-Навашина, 1971), проявляющимися, например, в разнице размеров ядер яйцевого аппарата и верхнего полярного ядра (рис. 1, *Г*; 2, *Б*).

Оплодотворение осуществляется по постмитотическому типу. Верхнее полярное ядро, находящееся в контакте со вторым спермием, перемещается в халазальную часть центральной клетки, где и осуществляется тройное слияние (двух полярных ядер и спермия). Еще в прометафазе хроматин всех трех ядер сохраняет самостоятельность, и лишь в метафазе происходит объединение хромосом всех трех ядер в одну пентаплоидную пластинку. Далее эндосперм развивается по ядерному типу. При этом в ядрах эндосперма обычно обнаруживаются более темные массы хроматина. В некоторых случаях они отчетливо заметны в телофазе первого и второго свободноядерного деления в центральной клетке в виде темных полукруглых сгустков, как бы прилепившихся сбоку к ядрам эндосперма. В этих сгустках можно различить около девяти ядрышек, что дает основание принять их за хроматин триплоидного нижнего полярного ядра, не вполне объединившегося с хроматином верхнего полярного ядра и спермия (рис. 2, *В*, *В'*). Образование мостов в ходе первого и второго делений ядер эндосперма наблюдалось нами лишь в редких случаях. Таким образом, у данного вида рябчика эндоспермальные ядра обнаруживают «особую структуру», описанную Романовым (1961) для видов рода *Gagea*, а затем Г. Е. Гваладзе (1963, 1966) — для рода *Allium*.

В одной из семяпочек мы обнаружили развитие эндосперма при отсутствии зародыша (рис. 2, *Г*). На микропилярном конце зародышевого мешка сохранились две гаплоидные клетки, видна пыльцевая трубка, которая прошла через одну из клеток яйцевого аппарата. Полость зародышевого мешка занята крупными, вакуолизированными клетками, содержащими полиплоидные ядра с многочисленными ядрышками. В халазальной области сохранились две дегенерирующие антиподальные клетки. Можно предположить, что в данном

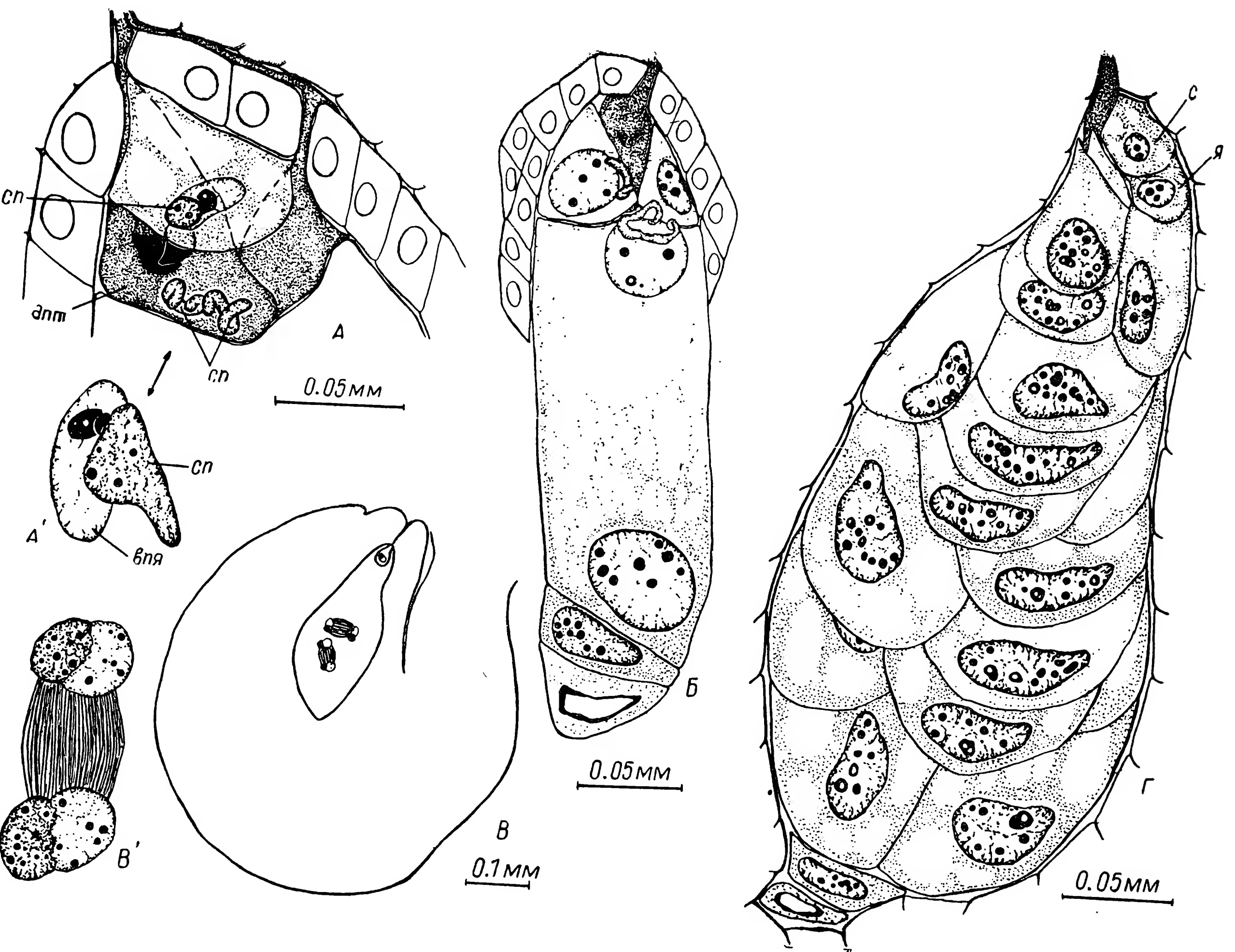


Рис. 2. Оплодотворение и развитие эндосперма у *Fritillaria meleagroides*.

А — дополнительная пыльцевая трубка в оплодотворенном зародышевом мешке, *А'* — верхнее полярное ядро этого же зародышевого мешка в контакте со спермием первой пыльцевой трубки, *Б* — зародышевый мешок на стадии двойного оплодотворения, *В* — телофаза второго деления в эндосперме, *В'* — «особая структура» ядер эндосперма, *Г* — аномальное развитие эндосперма. с — синергида, *я* — яйцеклетка, *сп* — спермии, *дпт* — дополнительная пыльцевая трубка, *впя* — верхнее полярное ядро.

случае была оплодотворена лишь центральная клетка зародышевого мешка. Развитие эндосперма до 16-ядерной стадии, видимо, протекало нормально по ядерному типу. Затем ввиду отсутствия зиготного проэмбрио и возникшим в связи с этим нарушением координации развития произошло преждевременное клеткообразование. Возникшие при этом клетки обособились и приобрели активный зиготоподобный облик. В соседних семяпочках этой же завязи имеется двух-, четырехклеточные проэмбрио и ядерный эндосперм на стадии 32 и более ядер. Первое деление ядра зиготы наблюдается при наличии 8—16 ядер эндосперма.

Синергида, сохраняющаяся после оплодотворения, как правило, увеличивается в размерах, приобретая некоторые черты сходства с зиготой (рис. 3, *А*), например по характеру вакуолизации, и делится. В результате ее делений образуются структуры, аналогичные зиготному проэмбрио, причем первые клеточные стенки закладываются примерно так же, как и при развитии последнего (рис. 4, *В'*). Максимальное число клеток в синергидном проэмбрио, по нашим наблюдениям, не превышало 8 (рис. 3, *Г*, *Д*). В дальнейшем этот зародыш, по-видимому, дегенерирует, так как в зрелых семенах его обнаружить не удается.

Длительное существование и однократное деление синергиды, сохраняющейся после оплодотворения, согласно Т. Ф. Петровой (1977), явление, довольно обычное для видов трибы *Lilieae* подсем. *Lilioideae*. Подобное поведение синергиды описано ею и для близкого к исследованному нами виду *Fritillaria caucasica* Adam. D. Cooper (1943) описал образование синергидных гаплоидных зародышей для нескольких видов лилий, причем наряду с двухклеточными образованиями он наблюдал от четырех- до девятнадцатиклеточных. Их гаплоидность Cooper установил по размерам ядер, которые вдвое меньше зиготных. Синергидные проэмбрио, образующиеся у *F. meleagroides*, также гаплоидные, о чем говорят меньшие по сравнению с зиготными размеры ядер и число ядрышек.

Необычно ведет себя после оплодотворения и верхняя антиподальная клетка. В зрелом зародышевом мешке накануне оплодотворения эта клетка находится в явно угнетенном состоянии, она сдавлена тургесцентной центральной клеткой, ее триплоидное ядро часто сплющено и обнаруживает признаки дегенерации (рис. 1, *В*). С началом развития эндосперма облик этой клетки преображается, она округляется, обогащается цитоплазмой, ядро ее восстанавливает нормальный вид, значительно увеличиваются ядрышки, что свидетельствует о возобновлении ядерных синтезов (Кикнадзе, 1972). Общий облик такой антиподы напоминает зиготу, особенно показательна мелкая вакуолизация на стороне, обращенной к эндосперму (рис. 4, *А*). Во многих случаях отмечались деления этой клетки. Протекают они довольно упорядоченно, напоминая развитие зиготного проэмбрио. Однако первое деление может проходить не только поперечно, но в некоторых случаях и продольно (рис. 4, *Б*, В''). Последующие деления наблюдаются реже и приводят в случае их осуществления к образованию трех-, четырехклеточной зародышеобразной структуры с активными, богатыми цитоплазмой клетками, прилегающими к эндосперму (рис. 4, *Г*, *Д*). Нижняя антиподальная клетка, расположенная между халазой и антиподным проэмбрио, явно угнетена, ее ядро представлено нередко несколькими отдельными сгустками хроматина.

Образование зародышеобразных структур антиподного происхождения — довольно редкое явление, известное лишь у немногих видов цветковых растений (Поддубная-Арнольди, 1976). У лилейных подобные зародыши описаны у *Allium odorum* L. (Tretjakow, 1895; Modilewski, 1930). Сохранение клеток антипод и их размножение без образования зародышеобразных структур отмечаются, согласно Петровой (1977), у многих представителей трибы *Lilieae* подсем. *Lilioideae*, в том числе и у *Fritillaria caucasica*. У *Gagea chomutovae* она наблюдала образование двухклеточного проэмбрио, типичного для *Gagea* строения. Вопрос о причинах, вызывающих образование проэмбрио из неоплодотворенных синергид и антипод, а также биологический смысл этого явления до сих пор остаются дискуссионными. Cooper (1943) полагает, что они образуются под влиянием развивающегося зиготного проэмбрио. Этому объяснению

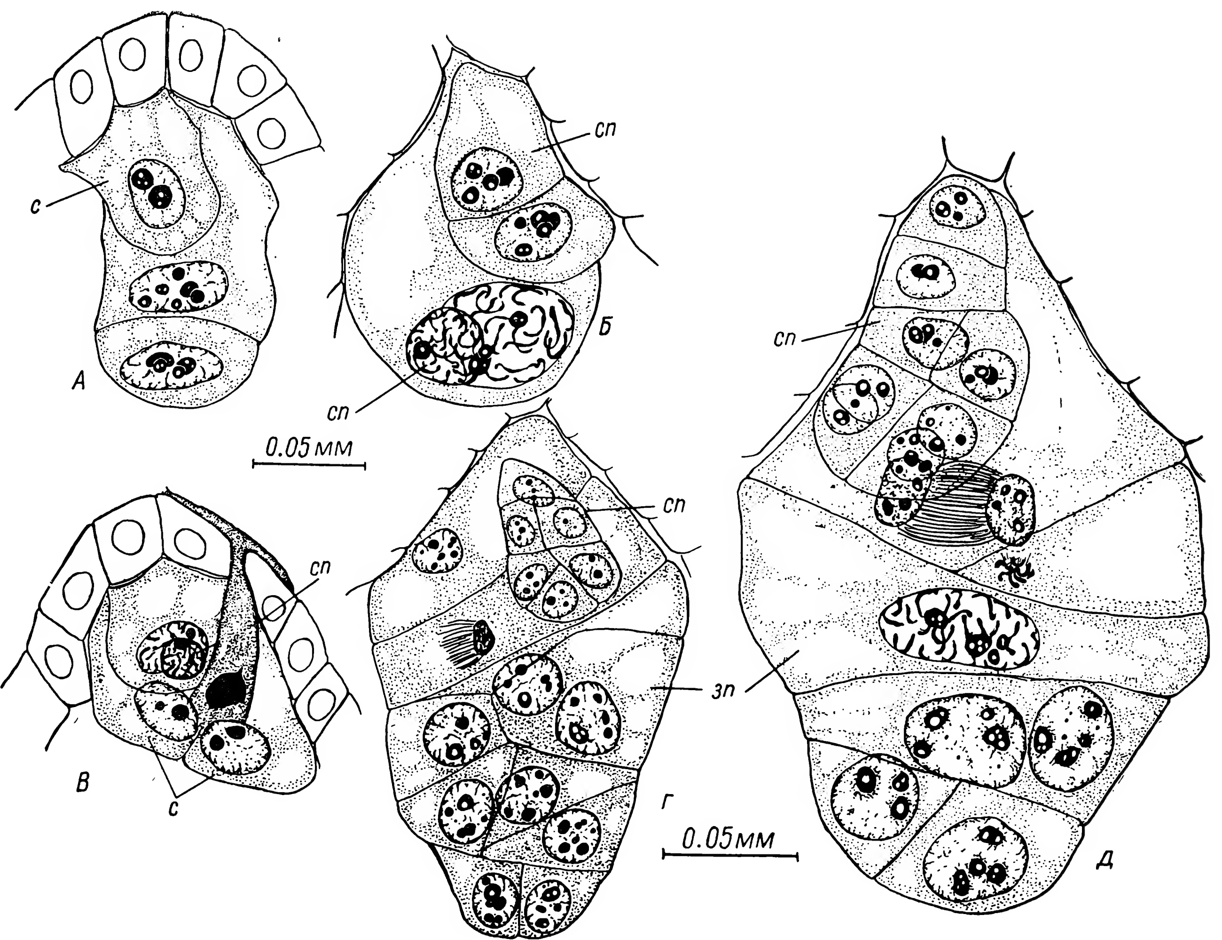


Рис. 3. Развитие проэмбрио синергидного происхождения у *Fritillaria meleagroides*.

А — синергида в присутствии двухклеточного проэмбрио; *Б* — двухклеточный синергидный проэмбрио и оплодотворение в яйцеклетке; *В* — пыльцевая трубка, вошедшая, помимо синергид, и оплодотворение в яйцеклетке; *Г*, *Д* — шестиклеточный и восьмиклеточный синергидные проэмбрио и зиготные проэмбрио. *сп* — синергидный проэмбрио, *зп* — зиготный проэмбрио. Остальные обозначения, как на рис. 2.

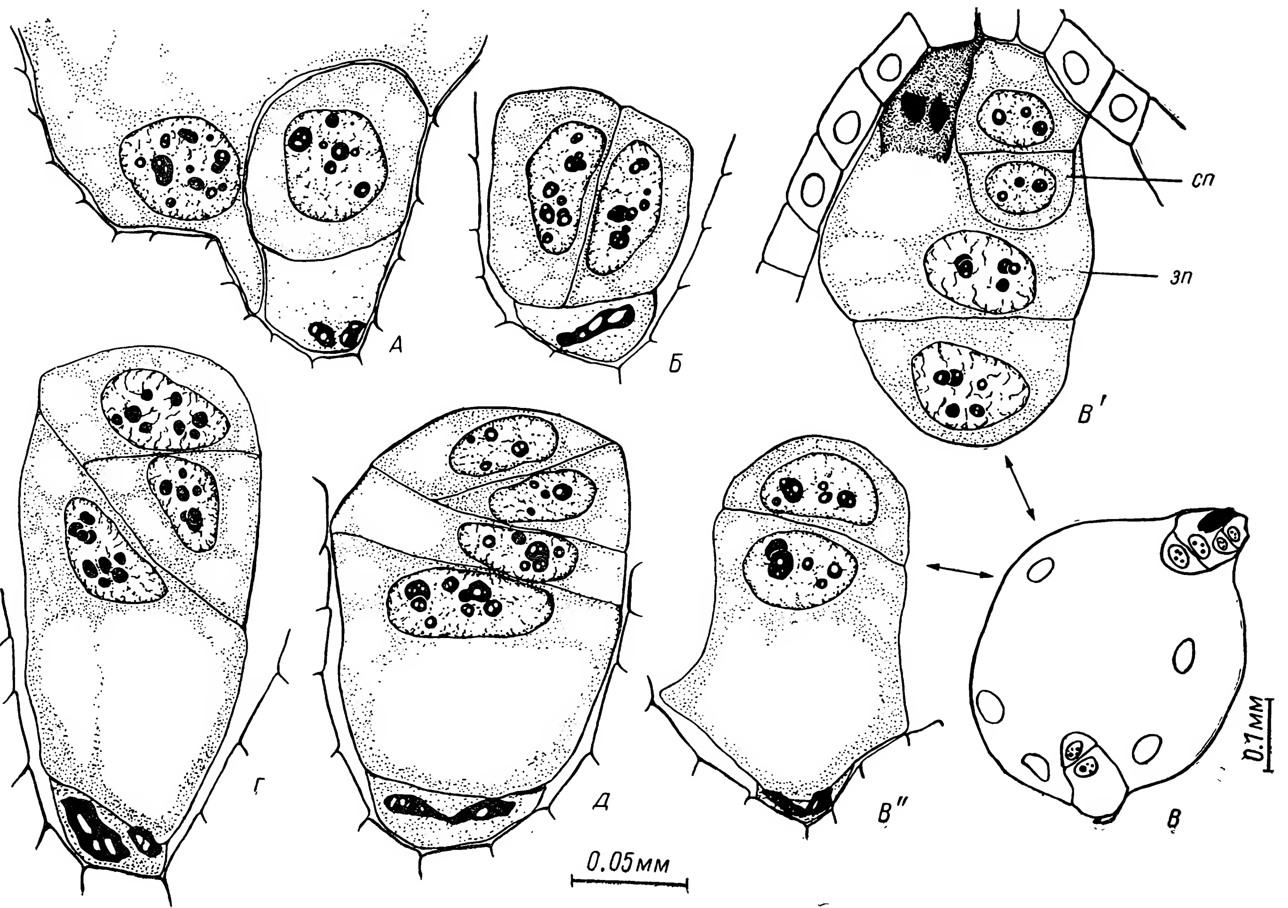


Рис. 4. Развитие проэмбрио антиподного происхождения у *Fritillaria meleagroides*.

А — зиготообразная верхняя антипода; *Б* — продольно разделившаяся антипода; *В*, *В′*, *В″* — двухклеточные проэмбрио зиготного, синергидного и антиподного происхождения в одном зародышевом мешке; *Г*, *Д* — трех- и четырехклеточные антиподные проэмбрио. Обозначения, как на рис. 3.

противоречат частые случаи более раннего деления синергиды, чем деление ядра зиготы, происходящие даже до полного слияния ядра яйцеклетки со спермием (рис. 3, *Б*). Еще менее вероятно, что развитие зиготного проэмбрио может стимулировать деление расположенных далеко от него клеток антипод. На наш взгляд, развитие проэмбрио антиподного и синергидного происхождения скорее связано с особым чрезвычайно активным состоянием центральной клетки, возникающим после тройного слияния. Под влиянием веществ, диффундирующих в синергиды и антиподы из быстро развивающегося эндосперма, эти клетки восстанавливают способность к делениям, утраченную в результате дифференцировки при созревании зародышевого мешка.

Вопрос о возможном значении зародышеобразных структур синергидного и антиподного происхождения, как правило, исчезающих к периоду созревания семени, мало кем обсуждался. О. П. Камелина и М. С. Яковлев (1974), наблюдавшие многоклеточные зародышеобразные структуры антиподного происхождения у представителей рода *Morina* L., предполагают, что такие структуры содействуют процессу созревания зародышевого мешка и накоплению питательных веществ для дальнейшего развития зародыша и эндосперма.

В нашем случае антиподные зародышеобразные структуры, возникающие в отличие от *Morina* после оплодотворения, функцию питания, очевидно, не выполняют. Халазальный конец зародышевого мешка у рябчика шахматовидного депрессирован, в ходе развития эндосперма он как бы сдвигается в сторону (рис. 4, *В*) и, по-видимому, на этой стадии уже не играет существенной роли в питании зародышевого мешка. Поступлению питательных веществ через халазу препятствует, на наш взгляд, почти полная дегенерация нижней антиподы, которая должна была бы играть роль посредника в таком перемещении. Активный облик клеток, прилегающих к эндосперму, также скорее говорит о потреблении ими питательных веществ, чем о секреции. Подобные же соображения можно высказать и по отношению к синергидному проэмбрио.

Таким образом, основной особенностью растений буинской популяции эндемичного для СССР *F. meleagroides* является способность к образованию наряду с зиготным синергидных и антиподных проэмбрио, возможно, связанная с ее гибридогенным происхождением.

ЛИТЕРАТУРА

Беляева Н. С. (1973). О различиях спермиев одной пары у некоторых покрытосеменных. Материалы Всес. симпозиума «Половой процесс и эмбриогенез растений». М., Изд. АН СССР. — Беляева Н. С. (1975). Разнокачественность спермиев у некоторых покрытосеменных и ее роль в процессе двойного оплодотворения. Изв. АН ТССР, сер. биол., 3. — Гваладзе Г. Е. (1963). К вопросу об особой структуре ядер эндосперма *Allium atroviolaceum* Boiss. Материалы IV совещ. эмбриологов. Л. — Гваладзе Г. Е. (1966). К изучению особой структуры эндосперма. Вестн. Груз. бот. общ., 3. Тбилиси. — Гваладзе Г. Е. (1973). Сравнительно-эмбриологическое исследование зародышевых мешков типов Polygonum, Oenothera, Allium, Fritillaria у некоторых растений. Автореф. докт. дис. Тбилиси. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1962). Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка. Тр. БИН АН СССР, 7, 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1971). Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев, Наукова думка.— Камелина О. П., Яковлев М. С. (1974). Развитие зародышевого мешка в роде *Morina* L. Бот. ж., 59, 11. — Кикнадзе И. И. (1972). Функциональная организация хромосом. Л., Наука. — Петрова Т. Ф. (1977). Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., Наука. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — Романов И. Д. (1961). Происхождение особой структуры ядер эндосперма у *Gagea*. ДАН СССР, 141, 4. — Романов И. Д. (1965). Опыт анализа некоторых особенностей развития зародышевого мешка Fritillaria-типа. Бот. ж., 50, 9. — Романов И. Д. (1971). Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев, Наукова думка. — Ротов Р. А. (1972). К экологии рябчиков (*Fritillaria* L.) Европейской части СССР. Бюл. ГБС, 84. — Cooper D. C. (1943). Haploid-diploid twin embryos in *Lilium* and *Nicotiana*. Amer. J. Bot., 30, 6. — Modilewski J. (1930). Neue Beiträge zur Polyembryonie von *Allium odorum* L. Ber. Bot. Ges., 48. — Tretjakow S. (1895). Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum*. Ber. Bot. Ges., 13.

Казанский государственный университет.

Получено 5 II 1980.

УДК 582.475 : 581.524.4

В. А. Демьянов

ВЛИЯНИЕ *LARIX GMELINII (PINACEAE)* НА СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

V. A. DEMJANOV. THE INFLUENCE OF *LARIX GMELINII* (*PINACEAE*) ON THE STRUCTURE OF VEGETATIONAL COVER AT UPPER LIMIT OF WOODY VEGETATION

Рассматриваются особенности строения растительного покрова вокруг деревьев лиственницы Гмелина (в их фитогенных полях) на верхней границе древесной растительности на северо-западе гор Путорана.

Результаты исследования показали, что средообразующее воздействие лиственницы Гмелина на растения других ярусов проявляется на расстоянии до 3 м от ее ствола. При этом сила взаимодействий растений во внутренней части поля во многих случаях существенно отличается от таковой во внешней части поля, что указывает на их неравнозначность в фитоценотическом отношении.

Изучая строение растительного покрова группировок с участием лиственницы Гмелина, мы обратили особое внимание на взаимоотношения растений нижних ярусов внутри ее фитогенного поля. Понятие о фитогенном поле было предложено А. А. Урановым в 1965 г. Под фитогенным полем он понимал «часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (Уранов, 1965; 251). В настоящее время среди исследователей все больше утверждается мнение о том, что размещение растений в фитоценозе находится в соответствии со структурой их фитогенных полей, являющихся «первичными ячейками» (Порк, 1970) структуры всего сообщества. Исследования размеров фитогенных полей растений проводили В. Д. Лопатин (1960, 1963), J. F. Arnold (1964), Л. И. Абрамова и К. В. Коняев (1970), А. А. Уранов с сотрудниками (Уранов, Михайлова, 1974; Уранов, Григорьева, 1977), Н. Ф. Михайлова (1975, 1977), А. В. Галанин с сотрудниками (Галанин и др., 1977, 1979), Л. Б. Заугольнова и Н. Ф. Михайлова (1978), Ю. И. Самойлов (1980). Однако, несмотря на большое число работ, в которых исследователи в той или иной мере касаются проблемы фитогенного поля, она до настоящего времени остается еще недостаточно разработанной.

Материал для данного сообщения собирали в лиственничных лишайниковых рединах на верхней границе древесной растительности в окрестностях оз. Капчук на северо-западе гор Путорана, где с 1978 г. проводит свои исследования Лесотундровый отряд Полярной комплексной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Лиственничные редины в виде отдельных фрагментов располагаются на пологих склонах и базальтовых уступах выше границы лесного пояса. Ширина этой полосы значительно колеблется в зависимости от экспозиции склонов. На склонах северной экспозиции редины располагаются в интервале высот от 250 до 500 (530), а на склонах южной экспозиции — от 500 до 700 (720) м над ур. м. Сомкнутость древесного яруса в рединах не превышает 0.1. Деревья высотой 2—5 м располагаются одиночно или небольшими группами — куртинами — на расстоянии до 10—15 м друг от друга. Между ними (особенно на склонах южной экспозиции) хорошо развит ярус кустарной ольхи (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), в связи с чем многие исследователи Путораны (Пармузин, 1959; Мироненко, 1967, 1975; Водопьянова, 1975, 1976; Куваев, 1975, 1980, и др.) такие лиственничные редины рассматривают как подгольцовые ольховники с вторгнувшимися в них одиночными лиственницами. Почвы в рединах маломощные (10—15 см); преобладают горно-тундровые глеево-перегнойные и торфяно-супесчаные почвы.

Одним из способов оценки влияния лиственницы на растения других ярусов через изменение условий среды может служить поведение растений, выполняющих роль измерителей среды — фитометров (Уранов, Михайлова, 1974). Применяя разработанную нами (Демьянов, 1978) методику определения радиуса фитогенного поля отдельного дерева по изменению взаимодействий

растений приземных ярусов, удалось установить, что в рединах лиственница Гмелина оказывает влияние на растения других ярусов на расстоянии до 3 м от ствола. Сопоставление данных по проективному покрытию и распределению растений показывает значительные отличия в покрове группировок «куртин» (ограниченных размерами фитогенных полей лиственниц) и группировок открытых местообитаний. Виды, относящиеся к кустарниковому ярусу (*Betula nana* L., *Salix glauca* L., *Juniperus sibirica* Burgsd.), развиваются в группировках открытых местообитаний, но отсутствуют в группировках «куртин». Травяно-кустарничковый ярус в границах фитогенных полей лиственниц сложен в основном тремя видами — *Vaccinium uliginosum* L., *Empetrum nigrum* L., *Carex melanocarpa* Cham. ex Trautv., а в группировках открытых местообитаний наибольшее покрытие наряду с *Carex melanocarpa* и *Vaccinium uliginosum* дают также *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. и *Dryas octopetala* L. В мохово-лишайниковом покрове также наблюдаются заметные различия. Так, если внутри фитогенных полей лиственниц преобладают *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, а в пристволовой части — *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., то в группировках открытых местообитаний *Rhacomitrium lanuginosum* принимает участие в сложении яруса уже вместе с другими видами (*Cladina rangiferina* (L.) Harm., *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer., *Parmelia centrifuga* (L.) Ach. и др.). Отмеченные особенности распределения растений в рединах создают существенные отличия группировок «куртин» от группировок открытых местообитаний.

Можно предположить, что характер взаимоотношений растений и степень их взаимовлияния в группировках «куртин» и открытых местообитаний будут неодинаковы. С этой целью внутри фитогенных полей лиственниц и в группировках открытых местообитаний закладывали мелкие площадки. Для описания травяно-кустарничкового яруса использовали рамку размером 0.20×0.50, а для мохово-лишайникового — 0.10×0.25 м (Норин, 1970, 1979; Тихомиров, Норин, 1972); в рамках учитывали общее проективное покрытие яруса и проективное покрытие отдельных видов. Всего было заложено около 1.5 тыс. таких площадок.

В качестве объектов для изучения взаимоотношений растений были выбраны наиболее распространенные в растительном покрове редин синузии

ТАБЛИЦА 1

Взаимодействие видов травяно-кустарничкового яруса на мелких площадках: в фитогенном поле *Larix gmelinii* (η_1^2) и в группировках открытых местообитаний (η_2^2) в рединах

Виды, испытывающие воздействие	Воздействующие виды											
	Vaccinium uliginosum		*Vaccinium vitis-idaea*		*Carex melanocarpa*		*Kobresia myosuroides*		*Empetrum nigrum*		*Dryas octopetala*	
	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2
Vaccinium uliginosum			0.12	0.33	0.07	0.53	0.09	0.59	0.70	0.22	0.43	—
V. vitis-idaea	0.09	0.22			—	—	—	—	0.11	—	—	—
Carex melanocarpa	0.14	0.13	—	—			0.10	0.08	0.09	0.23	—	—
Kobresia myosuroides	0.14	0.09	—	—	0.07	0.23			—	—	—	—
Empetrum nigrum	0.36	0.23	0.10	—	0.15	0.21	—	—			—	0.23
Dryas octopetala	0.63	0.33	—	—	—	—	—	—	—	0.34		

Примечание. Приводятся только достоверные значения корреляционных отношений. Здесь и в табл. 2—4 соединены коэффициенты, имеющие достоверную разницу (t рассчитывали по m_η).

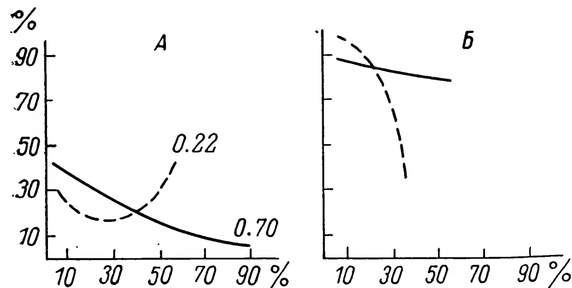


Рис. 1. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Vaccinium uliginosum* (*ось ординат*) от покрытия *Empetrum nigrum* (*ось абсцисс*) в фитогенном поле *Larix gmelinii* (*1*, *сплошная* кривая) и в группировках открытых местообитаний (*2*, *штриховая* кривая) в рединах.

Здесь и на рис. 2—8 *цифры у кривых* — величины корреляционных отношений (η^2).

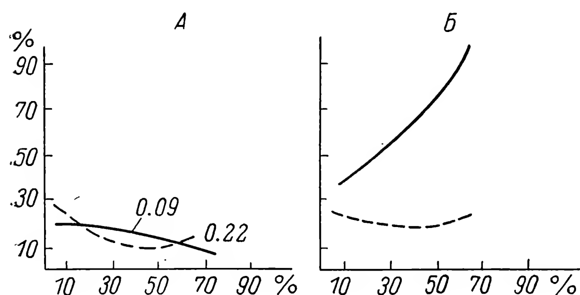


Рис. 2. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Vaccinium vitis-idaea* (*ось ординат*) от покрытия *V. uliginosum* (*ось абсцисс*).

1 и *2* — то же, что и на рис. 1.

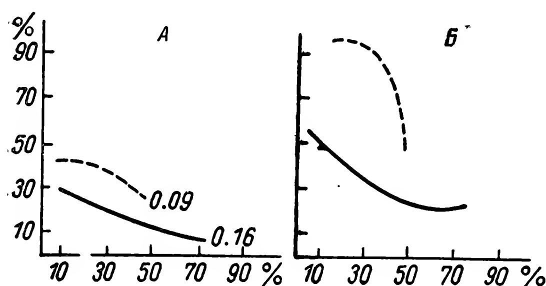


Рис. 3. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Cladina stellaris* (*ось ординат*) от покрытия *Ptilidium ciliare* (*ось абсцисс*).

1 и *2* — то же, что и на рис. 1.

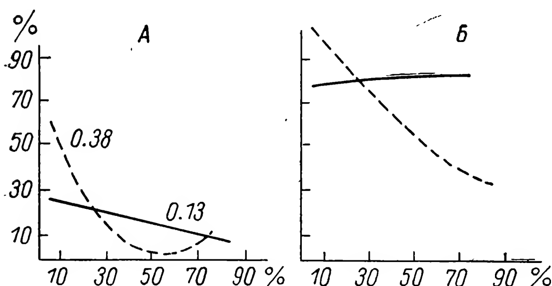


Рис. 4. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Cladina stellaris* (*ось ординат*) от покрытия *Rhacomitrium lanuginosum* (*ось абсцисс*).

1 и *2* — то же, что и на рис. 1.

травяно-кустарничкового (Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Carex melanocarpa, Kobresia bellardii, Empetrum nigrum, Dryas octopetala) и моховолишайникового (Cladina rangiferina, C. stellaris, Cetraria cucullata, C. islandica, C. hiascens, Ptilidium ciliare, Rhacomitrium lanuginosum) ярусов. Для установления связи растений в синузиях использовали корреляционные отношения η (Норин, 1969). Помимо вычисления корреляционных отношений, для всех видов подсчитывали изменение их проективных покрытий при изменении проективного покрытия других видов и вычерчивали графики их зависимости — эмпирические линии регрессии; выравнивание их на графиках осуществляли по методу Чебышева (Плохинский, 1961).

Анализ полученных с помощью статистических методов данных о взаимоотношениях растений показывает, что степень взаимодействия растений, а также характер их взаимоотношений внутри фитогенных полей лиственниц во многих случаях отличаются от таковых в группировках открытых местообитаний,

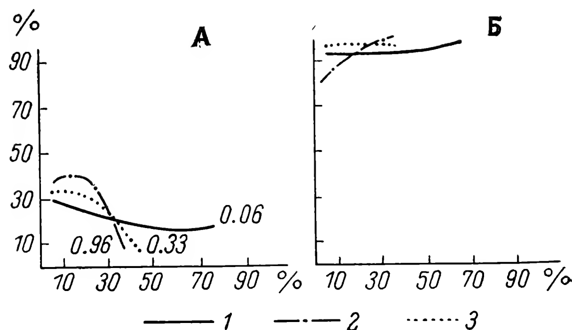


Рис. 5. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Vaccinium uliginosum* (*ось ординат*) от покрытия *V. vitis-idaea* (*ось абсцисс*) во внутренней части фитогенного поля *Larix gmelinii* (*1*), во внешней части поля (*2*) и в группировках открытых местообитаний (*3*) в рединах.

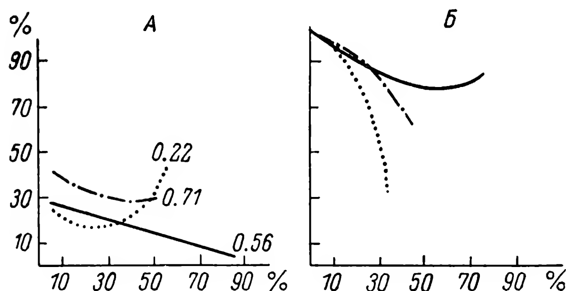


Рис. 6. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Vaccimium uliginosum* (*ось ординат*) от покрытия *Empetrum nigrum* (*ось абсцисс*).

1—3 — то же, что и на рис. 5.

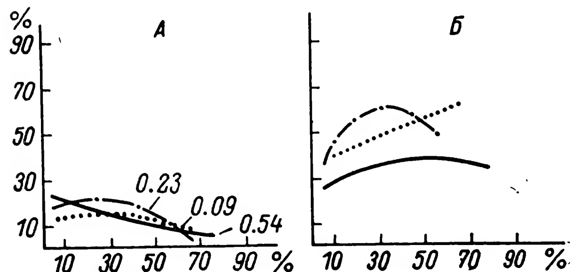


Рис. 7. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Cetraria islandica* (*ось ординат*) от покрытия *Cladina rangiferina* (*ось абсцисс*).

1—3 — то же, что и на рис. 5.

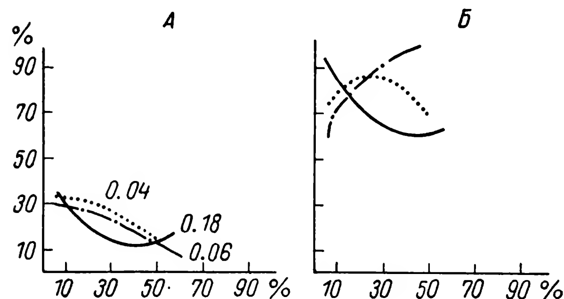


Рис. 8. Зависимость проективного покрытия (*А*) и встречаемости (*Б*) *Cladina rangiferina* (*ось ординат*) от покрытия *Cetraria islandica* (*ось абсцисс*).

1—3 — то же, что и на рис. 5.

о чем свидетельствует также изменение величин корреляционных отношений (рис. 1—4; табл. 1, 2).

В формулировке понятия о фитогенном поле Уранов указывал, что для него, по-видимому, «характерно скачкообразное, внезапное изменение напряженности при переходе от внутренней части к внешней» (Уранов, 1965; 251).[1] Как показали наши исследования, протяженность внутренней части фитогенного поля лиственницы Гмелина (по радиусу) в рединах достигает примерно 1 м и определяется проекцией кроны. Можно предположить, что лиственница Гмелина во внутренней и внешней частях фитогенного поля оказывает неодинаковое воз-

[1] Согласно Уранову (1965), фитогенные поля растений имеют две несхожие между собой части: внутреннюю, лежащую в пределах общего контура растения, и внешнюю, лежащую вне ее.

ТАБЛИЦА 2

Взаимодействие видов мохово-лишайникового яруса на мелких площадках: в фитогенном поле *Larix gmelinii* (η_1^2) и в группировках открытых местообитаний (η_2^2) в рединах

Виды, испытывающие воздействие	Воздействующие виды: *Cladina rangiferina*		*Cladina stellaris*		*Cetraria cucullata*		*Cetraria islandica*		*Cetraria hiascens*		*Ptilidium ciliare*		*Rhacomitrium lanuginosum*	
	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2	η_1^2	η_2^2
Cladina rangiferina			0.22	0.14	0.97	0.03	0.12	0.04	0.05	0.04	0.07	0.05	0.10	0.20
C. stellaris	0.16	0.17			0.02	0.02	0.07	0.01	0.03	0.34	0.16	0.09	0.13	0.38
Cetraria cucullata	0.04	0.04	0.02	0.02			0.04	0.06	0.04	0.34	0.04	—	0.15	0.04
C. islandica	0.19	0.09	0.04	0.12	0.01	0.26			—	0.11	0.06	0.19	0.24	0.36
C. hiascens	0.05	0.08	0.05	0.15	—	—	0.06	0.10			0.06	0.11	0.14	0.61
Ptilidium ciliare	0.09	0.08	0.28	0.16	0.01	0.30	—	—	0.02	0.12			0.22	0.17
Rhacomitrium lanuginosum	0.23	0.12	0.16	0.42	—	—	0.07	0.23	—	0.26	0.02	0.05		

ТАБЛИЦА 3

Взаимодействие видов травяно-кустарничкового яруса на мелких площадках: во внутренней части фитогенного поля *Larix gmelinii* (η_1^2); во внешней части поля (η_2^2) и в группировках открытых местообитаний (η_3^2) в рединах

Виды, испытывающие воздействие	Воздействующие виды: *Vaccinium uliginosum*			*Vaccinium vitis-idaea*			*Carex melanocarpa*			*Kobresia myosuroides*			*Empetrum nigrum*			*Dryas octopetala*		
	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2
Vaccinium uliginosum				0.06	0.96	0.33	0.09	0.90	0.05	0.04	0.15	0.59	0.56	0.71	0.22	0.72	0.50	—
V. vitis-idaea	0.09	0.22	0.22				—	—	—	—	—	—	0.43	—	—	—	—	—
Carex melanocarpa	0.14	0.12	0.13	—	—	—				0.21	0.03	0.08	—	0.21	0.23	—	—	—
Kobresia myosuroides	0.07	0.30	0.09	—	—	—	0.14	0.12	0.23				—	—	—	—	—	—
Empetrum nigrum	0.19	0.37	0.23	0.11	0.03	—	—	0.11	0.21	—	—	—				—	—	0.23
Dryas octopetala	0.34	0.70	0.33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.34			

действие на взаимоотношения растений других ярусов. Для проверки этого предположения по методике, описанной выше, под кронами лиственниц и во внешних частях их фитогенных полей изучали взаимоотношения растений в микрогруппировках нижних ярусов.

Полученные данные свидетельствуют о существовании значительных различий во взаимоотношениях растений во внутренних и внешних частях фитогенных полей лиственниц, на что указывают изменение как характера взаимодействия видов, так и степени связей их покрытий (рис. 5—8; табл. 3, 4). С большой долей уверенности можно предполагать, что найденная закономерность является следствием фитоценотической «неравноценности» внутренней и внешней частей фитогенного поля этой древесной породы.

Изучение структуры растительного покрова редин показало, что в границах фитогенных полей лиственниц неоднородность растительного покрова значительно выше, чем в группировках открытых местообитаний (рис. 9). В границах подкроновых пространств (во внутренних частях фитогенных полей деревьев) мозаичность растительного покрова становится дробной, отдельные элементы ее мельчают, причем в мохово-лишайниковом покрове часто бывает затруднительным провести границы между соседними микрогруппировками. В то же время во внешних частях фитогенных полей элементы неоднородности растительного покрова имеют гораздо меньшую дробность, а в группировках открытых местообитаний они могут достигать значительных размеров (рис. 9). Подобное изменение характера неоднородности структур

ТАБЛИЦА 4

Взаимодействие видов мохово-лишайникового яруса на мелких площадках: во внутренней части фитогенного поля *Larix gmelinii* (η_1^2), во внешней части поля (η_2^2) и в группировках открытых местообитаний (η_3^2) в рединах

Виды, испытывающие воздействие	Воздействующие виды																				
	Cladina rangiferina			*Cladina stellaris*			*Cetraria cucullata*			*Cetraria islandica*			*Cetraria hiascens*			*Ptilidium ciliare*			*Rhacomitrium lanuginosum*		
	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_1^2	η_2^2	η_3^2
Cladina rangiferina				0.50	0.37	0.14	0.09	0.01	0.03	0.18	0.06	0.04	0.11	0.04	0.04	0.12	0.01	0.05	0.37	0.18	0.20
C. stellaris	0.24	0.10	0.17				—	—	0.02	0.21	0.08	0.01	0.02	0.09	0.34	0.18	0.01	0.09	0.27	0.02	0.38
Cetraria cucullata	0.06	0.04	0.04	0.03	0.05	0.02				0.07	0.04	0.06	0.08	0.03	0.34	0.09	0.22	—	0.59	0.27	0.04
C. islandica	0.54	0.23	0.09	0.05	0.14	0.12	0.37	0.02	0.26				0.11	0.05	0.11	0.12	0.01	0.19	0.26	0.44	0.36
C. hiascens	0.12	0.06	0.08	0.04	0.18	0.15	—	—	—	0.12	0.05	0.10				0.09	0.01	0.11	0.79	0.35	0.61
Ptilidium ciliare	0.13	0.08	0.08	0.29	0.14	0.16	0.01	0.40	0.30	0.01	0.20	—	0.06	0.13	0.12				0.07	0.40	0.17
Rhacomitrium lanuginosum	0.66	0.11	0.12	—	0.16	0.42	—	0.08	0.04	0.02	0.08	0.23	0.07	—	0.26	0.06	0.28	0.05			

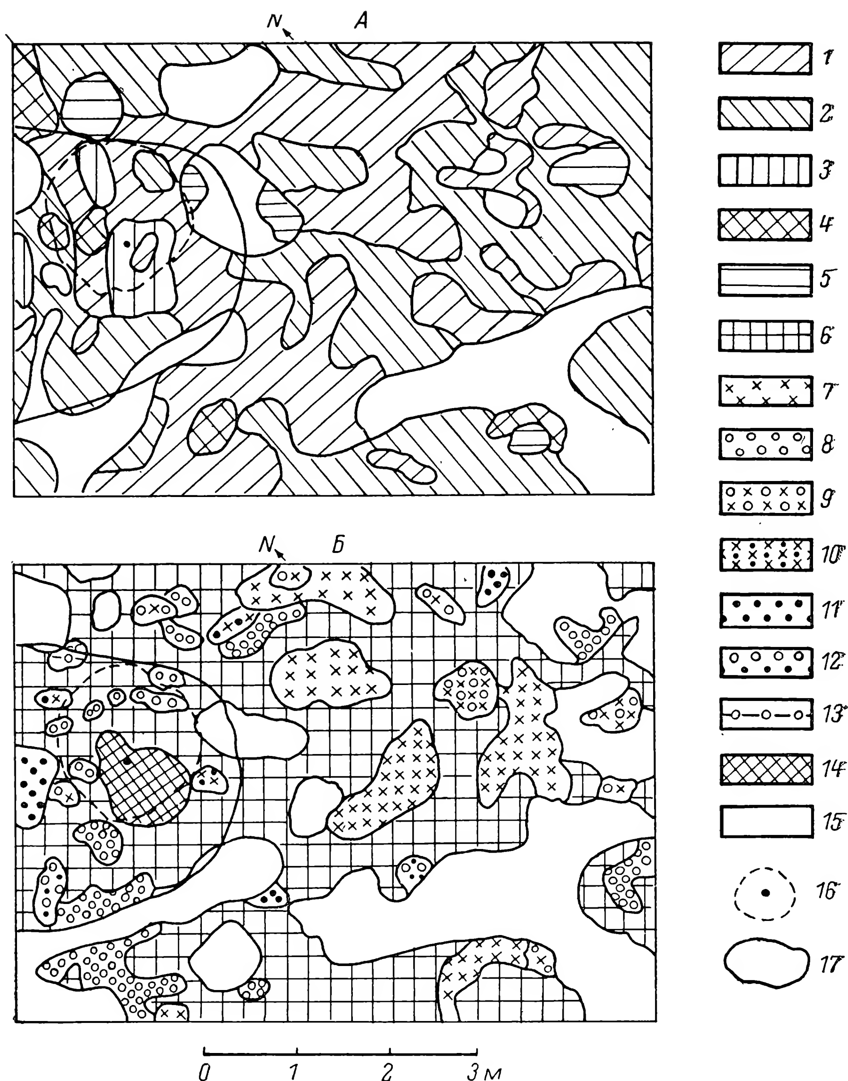


Рис. 9. Лиственничная осоково-голубичная редина.

А — травяно-кустарничковый ярус: *1* — *Vaccinium uliginsum*, *2* — *Carex melanocarpa*, *3* — *Empetrum nigrum*, *4* — *Dryas octopetala*, *5* — *Kobresia myosuroides*. *Б* — мохово-лишайниковый ярус: *6* — *Rhacomitrium lanuginosum*, *7* — *Cladina rangiferina*, *8* — *C. stellaris*, *9* — *Cetraria cucullata*, *10* — *C. islandica*, *11* — *Thamnolia vermicularis*, *12* — *Nephroma arcticum*, *13* — *Alectoria ochroleuca*; *14* — участки с большой дробностью мохово-лишайникового покрова, *15* — участки, где травяно-кустарничковый или мохово-лишайниковый ярусы отсутствуют, *16* — проекция кроны и положение ствола *Larix gmelinii*, *17* — граница фитогенного поля *L. gmelinii*.

приземных ярусов при удалении от центра фитогенного поля к его периферии мы наблюдали в рединах лесного массива Ары-Мас на Таймыре (Демьянов, 1980).

Таким образом, лиственнице Гмелина принадлежит заметная роль в формировании растительного покрова редин. Продвигаясь вверх по горным склонам, лиственница Гмелина своим фитоценотическим воздействием создает новую экологическую нишу. В этой нише — фитогенном поле — формируются растительные группировки, отличающиеся от соседних участков не только по своему видовому составу, но прежде всего по строению.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И., Коняев К. В. (1970). Статистическое описание размещения растений в пределах однородного массива. Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 10. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, 1. — Водопьянова Н. С. (1975). Раститель-

ность юго-запада гор Путорана. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Водопьянова Н. С. (1976). Растительность Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Галанин А. В., Мизина Л. Ф., Пахолкова Г. И., Шушкова С. Ф. (1977). Распределение растений в фитогенном поле некоторых эдификаторов травянистых фитоценозов. В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука. — Галанин А. В., Неугодова Г. И. Шушкова С. Ф. (1979). Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (*Poaceae*). Бот. ж., 64, 8. — Демьянов В. А. (1978). Метод изучения фитогенного поля древесных пород. Бот. ж., 63, 9. — Демьянов В. А. (1980). Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр). Бот. ж., 65, 7. — Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. (1978). Структура фитогенного поля у некоторых плотнодерновинных злаков. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6. — Куваев В. Б. (1975). Растительность бассейна оз. Някшингда и ее высотное распределение. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Куваев В. Б. (1980). Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., Наука. — Лопатин В. Д. (1960). К вопросу об установлении объема ассоциации и выделении фитоценоза в натуре. Вестн. ЛГУ, сер. геол. и геогр., 18. — Лопатин В. Д. (1963). К вопросу об установлении объема ассоциации и фитоценоза. Учен. зап. Тартус. унив., 145. — Мироненко О. Н. (1967). Характеристика лесной растительности севера Средне-Сибирского плоскогорья (бассейн р. Котуй). Лесоведение, 5. — Мироненко О. Н. (1975). Растительность юго-восточного сектора гор Путорана. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Михайлова Н. Ф. (1975). Размещение особей одного вида относительно особей другого вида-эдификатора (к проблеме фитогенного поля). Автореф. канд. дис. М. — Михайлова Н. Ф. (1977). Об изучении фитогенного поля у плотнодерновинных злаков. В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука. — Норин Б. Н. (1969). Применение корреляционных отношений для анализа взаимоотношений видов в растительных группировках лесотундры. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту, Изд. Тартус. гос. унив. — Норин Б. Н. (1970). О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. ж., 55, 2. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Пармузин Ю. П. (1959). Инверсия лесной растительности в горах Путорана. Бот. ж., 44, 9. — Плохинский Н. А. (1961). Биометрия. Новосибирск, изд. Мин. просвещ. РСФСР. — Порк К. М. (1970). Причинные экологические зависимости структуры растительности лугов. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, Мин. просвещ. РСФСР. — Самойлов Ю. И. (1980). Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара. Бот. ж., 65, 2. — Тихомиров Б. А., Норин Б. Н. (1972). Изучение растительности как компонента биогеоценозов Крайнего Севера. В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., Наука. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.; Л., Наука. — Уранов А. А., Григорьева Н. М. (1977). К теории фитогенного поля. В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука. — Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. (1974). Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 5. — Arnold J. F. (1964). Zonation of understory vegetation around a juniper tree. J. Range Manag., 17, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 I 1981.

УДК 582.475 : 581.527.5 (479)

К. П. Попов

К УТОЧНЕНИЮ ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА *PICEA ORIENTALIS* И *ABIES NORDMANNIANA* (*PINACEAE*) НА БОЛЬШОМ КАВКАЗЕ

K. P. POPOV. TO THE SPECIFICATION OF THE EASTERN BORDER OF THE AREA OF *PICEA ORIENTALIS* AND *ABIES NORDMANNIANA (PINACEAE)*

В связи с новыми находками *Picea orientalis* и *Abies nordmanniana* в Кассарском и Цейском ущельях (Северная Осетия) уточняется восточная граница их ареала на северном макросклоне Большого Кавказа. Анализируются литературные данные, касающиеся биологии, географии и ценологии этих видов. Отмечается «ослабление позиций» родов *Picea* и *Abies* в современном растительном покрове Горной Осетии.

Изучению биологии, экологии, систематики, палеогеографии и географии ели восточной *Picea orientalis* (L.) Link и пихты Нордманна, или кавказской, *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach уделялось большое внимание многими исследователями флоры Кавказа (Медведев, 1883, 1919; Кеппен, 1885; Акинфиев, 1894; Маркович, 1906; Синская, 1933; Буш, 1935; Гроссгейм, 1939, 1948; Малеев, 1939, 1940; Гулисашвили, 1940, 1941, 1960, 1964; Гулисашвили и др., 1975; Васильев, Уханов, 1949а, б; Сочава, 1949; Долуханов, 1940, 1964, 1977; Долуханов, Схирели, 1959; Герасимов, 1948; Орлов, 1949а, б; Махатадзе, 1949, 1966; Метревели, 1954; Нейштадт, 1955; Тумаджанов, 1955, 1961; Колаковский, 1955; Овсянкин, 1959, 1964; Галушко, 1966, 1976а, б; Абуладзе, Мирзашвили, 1967; Квачидзе, Шарашидзе, 1972; Бобров, 1978, и др.).

Но, несмотря на большую изученность ели восточной и пихты кавказской, до последних лет в литературе приводятся самые противоречивые данные (см. ниже), касающиеся восточной границы ареала этих видов на северных склонах Большого Кавказа (Гулисашвили, 1964; Гулисашвили и др., 1975; Галушко, 1966, 1978; «Ареалы. . .», 1977; Исаченко, 1980, и др.).

Географический пункт	*Picea orientalis*	*Abies nordmanniana*
Истоки р. Кубань	Кеппен (1885)	
Р. Теберда	Махатадзе (1949), «Ареалы деревьев и кустраников СССР» (1977), Бобров (1978), Исаченко (1980)	«Ареалы деревьев и кустарников СССР» (1977)
Кабардино-Балкария (Кабарда, р. Тютюн-су)	Гроссгейм (1948), Кос (1951)	Буш (1935), Берг (1938), Гроссгейм (1948), Кос (1951), Махатадзе (1949), Гулисашвили (1964), Галушко (1966, 1978), Голгофская (1971), Бобров (1978), Тахтаджян (1978), Исаченко (1980)
Северная Осетия. Дигорское ущелье (р. Урух)	Маркович (1905), Медведев (1919)	Медведев (1883)
Цейское ущелье (р. Цейдон)	Дзагуров (1964), Галушко (1966, 1976б, 1978), Будун (1968)	Дзагуров (1964)
Кассарское ущелье (р. Ардон)	Акинфиев (1894)	
Нарская котловина (р. Нардон)	Маркович (1906), Буш (1935)	
Осетия, без указания географического пункта	«Флора СССР» (1934), Берг (1938), Шифферс (1953), Голгофская (1971)	«Флора СССР» (1934), Шифферс (1953)

Установление же восточных пределов произрастания родов *Picea* и *Abies* на северном макросклоне Большого Кавказа имеет большое значение для познания истории его флоры, уточнения границ распространения, разработки мероприятий по охране данных видов на границе ареала. В настоящем сообщении мы попытаемся проанализировать литературные данные, касающиеся восточных рубежей распространения *P. orientalis* и *A. nordmanniana*, дополнить и уточнить имеющиеся сведения по этому вопросу и описать новые местонахождения этих видов в Северной Осетии.

Современное распространение *A. nordmanniana* на северном макросклоне Большого Кавказа приурочено к лесам Северо-Западного Кавказа. К востоку от границы своего сплошного ареала пихта кавказская отмечена небольшими островками в верховьях р. Кубани (Кеппен, 1885; Гулисашвили и др., 1975), далее на восток после некоторого перерыва она вновь появляется в бассейне р. Терек, где известна только в верховьях р. Тютюн-су — левого притока р. Черек Балкарский (Буш, 1935; Берг, 1938; Махатадзе, 1949; Кос, 1951; Гулисашвили, 1964; Галушко, 1966, 1978; Голгофская, 1971; Бобров, 1978), и в Северной Осетии по р. Урух (Кеппен, 1885; Медведев, 1919).

А. И. Галушко (1966) отмечает, что восточнее р. Доут (Карачаево-Черкесия) пихта кавказская отмечена лишь в Кабардино-Балкарии и что это местонахож-

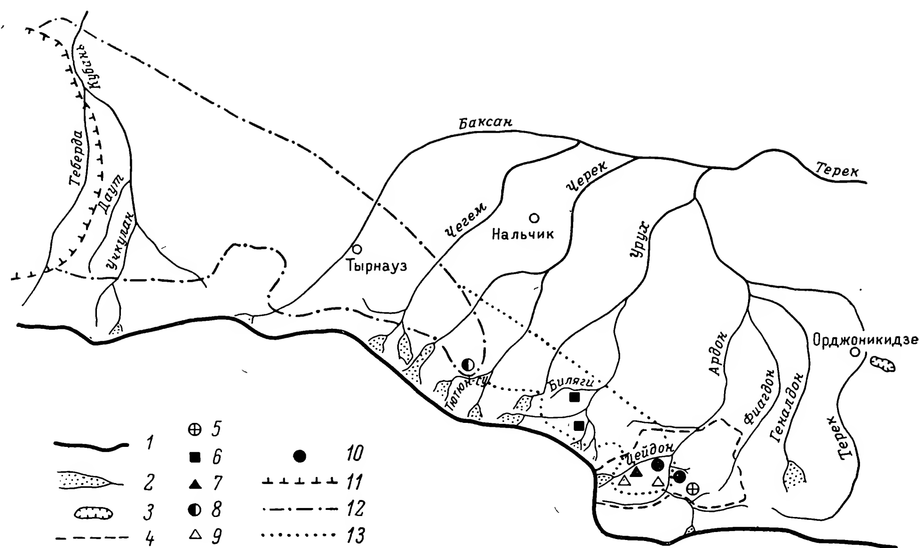
дение имеет большое научное значение, так как свидетельствует о том, что в прошлом пихта кавказская была более широко распространена и проникала в Центральный Кавказ.

В 1976 г. недалеко от Цейского ледника (правый берег р. Цейдон, 1900 м над ур. м.) найдено дерево пихты кавказской, произрастающей в смешанном лесу из *Pinus sosnovskyi* Nakai, *Betula litwinowii* Doluch., *Sorbus caucasigena* Kom. и др. Высота дерева 2 м, диаметр ствола 10 см. В 1977 г. на гребне между урочищами «Уилца» и «Сидан» в Кассарском ущелье (бассейн р. Ардон) на высоте 2200 м над ур. м. обнаружено второе дерево пихты кавказской. Произрастает оно на склоне восточной экспозиции в смешанном лесу из *Betula litwinowii*, *Pinus sosnovskyi*, *Sorbus caucasigena*, *Salix* sp. и др. Высота дерева 3.5 м, диаметр ствола 15 см, возраст около 40 лет. Подрост в обоих случаях отсутствует.

По северным склонам Главного Кавказского хребта, начиная от р. Пшехе, *Picea orientalis* встречается единично. К востоку, в бассейне р. Белой, ель восточная отмечена единично и как примесь — в пихтовых лесах. Еловые леса расположены восточнее, начиная от бассейна р. Малой Лабы до бассейна р. Теберды (Овсянкин, 1959). Они небольшими островками встречаются в верховьях р. Кубани (Гулисашвили и др., 1975). На северных склонах Главного Кавказского хребта восточной границей распространения *P. orientalis* считается бассейн р. Терек (Гулисашвили, 1964). Н. А. Буш (1935), а затем и Ю. И. Кос (1951) отмечают, что ель восточная и пихта кавказская, которые широко распространены в более западных горных лесах Северного Кавказа, в Кабарде обнаружены лишь единичными экземплярами в верховьях р. Черек, в нижней части ущелья, образованного р. Тютюн-су — притоком р. Черек. Еще восточнее, по данным Д. С. Медведева (1919), небольшой островок *P. orientalis* был известен в верховьях р. Урух (Северная Осетия, Дигория) по ущельям Бартуй и Биляги. На произрастание ели в Дигории указывает также В. В. Маркович (1905 : 675): «По дороге к леднику в лесу мы встретили несколько молодых елей *Picea orientalis* (по-дигорски — «наз»)». Д. А. Дзагуров (1964) отмечает, что ель восточная как вкрапленная порода встречается в горах Дигории. Он также считает, что она произрастает в Цейском ущелье, но это не подтверждено гербарными сборами и основывается на данных лесоустроителей. О нахождении ели восточной в Цейском ущелье сообщает и А. С. Будун (1968). На произрастание *P. orientalis* восточнее Цея, в Кассарском ущелье, указывают И. Я. Акинфиев (1894 : 2) «горы большей частью покрыты вверху сосною, елью и березою» и Маркович (1906 : 203): «напротив этих источников (Нарские минеральные. — *К. П.*) проводники указали мне глинистый обрыв, где несколько лет тому назад водою Нар-дона отмыло часть этого обрыва, в котором оказались остатки постройки, сооруженной из ели (*Picea orientalis* Poir.). Предания об этом жилье у местных жителей никакого нет, но очевидно, это очень древняя постройка. Привезти сюда из Закавказья ель, предположили мои проводники, вряд ли было возможно, и остается думать, что должна была здесь ель произрастать в изобилии. Это подтверждено находкой нами в том леску между с. Нар и Цми, который я описал выше, двух молодых деревец ели — одного примерно 10, другого 20 лет. Деревца эти росли по склону выше дороги». Буш (1935 : 50) также отмечает произрастание ели в верховьях бассейна р. Ардон: «еще восточнее ель встречается в Северной Осетии близь с. Нар». Имеются устные сообщения о произрастании ели в других ущельях Северной Осетии (в Садонском ущелье).

Таким образом, с. Нар является самым восточным пунктом на северном макросклоне Большого Кавказа, где исследователи видели живые экземпляры и ископаемые остатки ели восточной. Но в поздних флористических работах в данном районе (Корнаева, 1963) ель не отмечается. Видимо, экземпляры, о которых писали Акинфиев, Маркович, Буш, уже не сохранились.

В 1976 г. мы нашли два дерева ели восточной на северном склоне Кальперского хребта в 2 км от пос. Бурон на высоте 1700 м над ур. м. Они растут в буковом лесу. Высота одного дерева 7 м, диаметр ствола 30 см, второго — 5 м, диаметр ствола 25 см. Подроста нет, видимо, потому (как отмечает А. Г. Долуханов, 1977), что под пологом бука ель возобновляется плохо, так как в лесной подстилке из опада буковых листьев возникают условия, не благоприятствующие развитию всходов ели. Позже, в 1978—1979 гг., в Кассарском ущелье были



Современная восточная граница ареала *Picea orientalis* и *Abies nordmanniana* на северном макросклоне Большого Кавказа.

1 — главный кавказский водораздел; *2* — ледники; *3* — Тарский торфяник; *4* — граница Северо-Осетинского заповедника; *5* — место произрастания ели восточной (Маркович, 1906; Буш, 1935); *6* — то же (Медведев, 1919); *7* — то же (Дзагуров, 1964; Будун, 1968; Галушко, 1978); *8* — самое восточное из известных в настоящее время местонахождений пихты кавказской (Буш, 1935; Берг, 1938; Кос, 1951; Гулисашвили, 1964; Галушко, 1966, 1978; Голгофская, 1971; «Ареалы. . .», 1977; Тахтаджян, 1978; Бобров, 1978; Исаченко, 1980); *9* — находки пихты кавказской в 1976—1977 гг.; *10* — находки ели восточной в 1976—1977 гг.; 11 — граница лесов из ели восточной и пихты кавказской; *12* — граница ареала пихты кавказской до последних находок (1976—1979 гг.); *13* — современная граница ареала ели восточной и пихты кавказской.

обнаружены как единичные экземпляры ели восточной (урочище Косса), так и целая еловая роща со следами порубок и с подростом (на правом берегу р. Ардон на высоте 1600 м над ур. м., урочище «Межком»).

Таким образом, на территории Северной Осетии нам уже известно довольно много деревьев ели восточной и два местонахождения пихты кавказской. Новые находки ели восточной и пихты кавказской подтверждают справедливость высказывания В. З. Гулисашвили с соавторами (1975) о том, что распространение этих видов в значительной мере совпадает. В силу различия в ряде экологических особенностей ели восточной и пихты кавказской граница лесов ели по сравнению с пихтой несколько сдвинута к востоку. Крайние пункты распространения этих видов совпадают. Мы полагаем, что на картах ареалов ели восточной и пихты кавказской (Шиманюк, 1964; «Ареалы. . .», 1977, и др.) отмеченную восточную границу ареала на северном макрослоне Большого Кавказа следует считать не границей ареала видов, а границей лесов из этих пород. Граница ареалов данных видов проходит значительно восточнее (см. рисунок).

На южном макросклоне Большого Кавказа самое восточное место произрастания ели восточной находится в ущелье Ципурис-хеви (бассейн р. Арагви), которое считается самым восточным пунктом распространения ели восточной в системе Главного Кавказского хребта и климатической границей ее произрастания (Гулисашвили, 1941; Долуханов, 1977). Причиной отсутствия этого вида восточнее указанных пунктов Л. С. Берг (1938), Гулисашвили (1941) и Долуханов (1977) считают очень большую сухость воздуха и недостаточное количество осадков. Эти же факторы оказывают влияние и на распространение ели восточной на северном макросклоне Кавказского хребта. Берг (1938 : 188) отмечает: «к востоку от Теберды климат западного Предкавказья становится суше, и хвойные леса из пихты и ели постепенно исчезают, хотя отдельные экземпляры ели встречаются до Северной Осетии, а пихты и тиса до Балкарии». Подобное мнение разделяют и А. В. Бицин с соавторами (1966) и др.

Следовательно, по южному склону Главного Кавказского хребта ель восточная и пихта кавказская заходят восточнее, чем по северному. А. А. Гроссгейм (1939) отмечал, что в прежние геологические эпохи *A. nordmanniana*, видимо, была распространена дальше к востоку от современной своей границы,

но «следов» такого распространения мы пока не имеем. В последующие годы (Тумаджанов, 1955; Нейштадт, 1955) при анализе нижних слоев глин, подстилающих Тарский торфяник (Северная Осетия, примерно в 60 км восточнее мест новых находок), обнаружено довольно много пыльцы двух видов ели (7.3%), один из которых современная ель *Picea orientalis*. Отмечено здесь и присутствие пыльцы пихты (2.4%). Данные палинологического анализа Тарского торфяника дают доказательства более широкого в прошлом распространения ели и пихты на Северном Кавказе, а по ископаемым остаткам ель восточная известна даже с юга Северного Урала (Дорофеев, 1953).

Палинологические данные подтверждают существование ели восточной и пихты кавказской в доледниковый период восточнее р. Терек по северным склонам Главного Кавказского хребта. Отступание восточной границы ели и пихты, видимо, началась в послеледниковое время. Изучение особенностей современного распространения *P. orientalis* и *A. nordmanniana* позволяет предположить, что процесс отступания границ ареалов этих видов к западному Кавказу продолжается и в наше время, а их наличие в составе лесов Северной Осетии свидетельствует о широком распространении этих видов на Северном Кавказе в прошлом. Островное местонахождение ели с плодоносящим древостоем I бонитета, обильным подростом говорит о более мощном развитии здесь еловых древостоев в прошлом и о том, что эти места произрастания ели по климатическим показателям, вероятно, далеки от пределов ее произрастания.

Анализ современного распространения ели восточной и пихты кавказской на северном макрослоне Большого Кавказа и климатических особенностей этого региона показал, что современный ареал пихты и особенно ели, на Большом Кавказе меньше территории с климатически возможными для них условиями произрастания. Подобное несоответствие произрастания ели ее климатически возможному ареалу отмечалось и для Закавказья (Гулисашвили, 1940; Долуханов, 1940).

Одним из доказательств более широкого в прошлом распространения ели в лесах Северной Осетии является также существование осетинского названия ели «наз»; ель тогда использовалась в хозяйственной деятельности даже для построек (Маркович, 1906).

Долуханов (1940) одной из причин сокращения территории еловых лесов в восточных частях ареала в Закавказье в историческое время считает пожары, более частые в засушливые годы; с появлением человека лесные пожары участились и сыграли решающую роль в распространении еловых лесов в этом регионе. Этим, видимо, объясняется и отступание ели и пихты на Северном Кавказе, где антропогенный фактор усилил сокращение ареала, вызванное изменениями климата.

Аналогичное явление отступания ели восточной с востока на запад наблюдается и в Закавказье. Долуханов (1977 : 78) отмечает: «судя по скудным данным пыльцевых анализов, в эпоху, синхронную вюрмскому оледенению, ель в Закавказье проникала примерно на 1° восточнее ее современных рубежей, но, видимо, уже и тогда не играла там заметной роли в лесных ландшафтах. За голоценовое время она отступила к современной границе ареала».

Новые местонахождения ели восточной и пихты кавказской, вероятно, не являются самыми крайними на северных склонах Большого Кавказа, и в будущем с расширением исследований возможны новые находки данных видов еще восточнее в бассейне р. Фиагдон.

Новые находки третичных реликтов пихты кавказской и ели восточной существенно дополняют наше представление об истории и географии этих видов, редких для Осетинского флористического округа Терской подпровинции (Галушко, 1976а). Факт обнаружения их в пределах этой подпровинции на территории Северо-Осетинского заповедника представляет интерес прежде всего потому, что дополняет и уточняет общие контуры их прежнего, более широкого ареала, восточную границу их современного распространения на северном макросклоне Большого Кавказа и, возможно, явится ключом к разгадке некоторых вопросов истории флоры Северного Кавказа.

Следует также отметить, что до оледенения древние реликты были широко распространены на территории Большого Кавказа (Колаковский, 1955; Тумад-

жанов, 1955, 1961; Нейштадт, 1955; Галушко, 1976б). Однако в результате оледенения и охлаждения климата одни виды совершенно вымерли, а другие сохранились только в рефугиумах. Ярким примером этому является сохранение на территории Северо-Осетинского заповедника целого ряда видов, и в том числе ели восточной и пихты кавказской.

Современные контуры ареала ели восточной и пихты кавказской и всей формации темнохвойных лесов на Большом Кавказе хорошо объясняются данными О. С. Гребенщикова (1974), приводящего характеристики климатопов формации темнохвойных лесов. От районов более влажного климата (Западный Кавказ) к более сухим (Восточный Кавказ) в пределах того же термического и высотного поясов одни формации постепенно уступают место другим. В частности, в верхней части лесного пояса отмечается переход от темнохвойных лесов к бучинам и соснякам (реже березнякам) от Западного к Центральному Кавказу и постепенное выклинивание темнохвойных лесов.

В настоящее время полное выклинивание темнохвойных пород на северном макросклоне Большого Кавказа проходит по меридиану р. Ардон (Северная Осетия). Общая картина их распространения такова: сплошное распространение до р. Теберды, островное — до Кабардино-Балкарии и точечное — до Северной Осетии. Большая растянутость контура эвриплювиального климатического ареала (Гребенщиков, 1974) формации темнохвойных лесов свидетельствует об очень широкой амплитуде этой формации, доминанты которой проникают в районы с очень различным климатом.

Малеев (1940) считает, что распространение *A. nordmanniana* на Кавказе (Западное Закавказье и Западное Предкавказье, восточная часть Предкавказья, Балкария, а теперь и Северная Осетия) указывает на ее, вероятно, верхнетретичное, более широкое распространение здесь. Сокращение ареала пихты кавказской, как и ели восточной, произошло в четвертичный период. Современная восточная граница ареала ели восточной и пихты кавказской на северном макросклоне Большого Кавказа проходит по р. Ардон, по которой идет строительство Транскавказской магистрали, Зарамагской ГЭС (Кассарское ущелье, где произрастают самые восточные экземпляры пихты и ели на Северном Кавказе). Это район с частыми лесными пожарами, интенсивным использованием территории (в частности 3 экземпляра ели в Цейском ущелье произрастают на землях, выделенных из заповедника), и есть все основания опасаться за судьбу этих деревьев. Этим диктуется необходимость усиления их охраны.

Единичные экземпляры ели восточной и пихты кавказской, произрастающие на территории Северо-Осетинского государственного заповедника, являются ботаническими памятниками природы Северной Осетии. В число основных задач Северо-Осетинского заповедника, на территории которого произрастают ель восточная и пихта кавказская, войдет и охрана этих видов на восточной границе их ареала на северном макросклоне Большого Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Абуладзе Э. П., Мирзашвили В. И. (1967). Об уточнении восточной границы кавказской пихты (*Abies nordmanniana* Spach) на Триалетском хребте. Тр. Тбил. инст. леса, 16. — Акинфиев И. Я. (1894). Поездка в Осетию на Ардон и в Сванетию. Зап. Кавказ. отд. Имп. русск. геогр. общ., 16. — Ареалы деревьев и кустарников СССР. (1977). Л., Наука. — Берг Л. С. (1938). Природа СССР. М., Учпедгиз. — Бицин А. В., Ильин А. И., Мальцев М. П. (1966). Леса Северного Кавказа. В кн.: Леса СССР. Л., Наука. — Бобров Е. Г. (1978). Лесообразующие хвойные СССР. Л., Наука. — Будун А. С. (1968). Ель восточная (*Picea orientalis* (L.) Link) в Цейском ущелье. Природа, 2. — Буш Н. А. (1935). Ботанико-географический очерк Кавказа. М.; Л., Изд. АН СССР. — Васильев Я. Я., Уханов В. В. (1949а). *Abies* Mill — Пихта. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 1. М.; Л., Наука. — Васильев Я. Я., Уханов В. В. (1949б). *Picea* Dietr — Ель. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 1, М.; Л., Наука. — Галушко А. И. (1966). Виды Кабардино-Балкарской флоры, подлежащие охране. В кн.: Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. Нальчик, Кабард.-Балкар. кн. изд. — Галушко А. И. (1976а). Анализ флоры западной части Центрального Кавказа. В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, Ставроп. кн. изд. — Галушко А. И. (1976б). Флористические районы Центрального Кавказа. В кн.: Флора Северного Кавказа, 2. Ставрополь, Ставроп. кн. изд. — Галушко А. И. (1978). Флора Северного Кавказа. Изд. Ростов/Дону гос. унив. — Герасимов М. В. (1948). Кавказская пихта. М., Гослесбумиздат. — Голгофская К. Ю. (1971). Распространение некоторых лесных

реликтов на Северо-Западном Кавказе и их охрана. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л., Наука. — Гребенщиков О. С. (1974). Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа. Бот. ж., 59, 2. — Гроссгейм А. А. (1939). К географии хвойных Кавказа. Тр. Азерб. гос. унив. Баку, Изд. Азерб. гос. унив. Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. М., Изд. МОИП. — Гулисашвили В. З. (1940). Некоторые экологические особенности ели восточной *Picea orientalis* и пихты кавказской *Abies nordmanniana* и климатические границы их распространения. Сообщ. Груз. фил. АН СССР, 1. — Гулисашвили В. З. (1941). Ель восточная (*Picea orientalis* Link) у восточной границы своего распространения на Главном Кавказском хребте. Зап. по систем. и геогр. раст., 10. Изд. АНГССР. — Гулисашвили В. З. (1960). Некоторые представители реликтовой флоры Грузинской ССР и задачи их охраны. В кн.: Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюл. АН СССР, 4. — Гулисашвили В. З. (1964). Природные зоны и естественноисторические области Кавказа. М., Наука. — Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. (1975). Растительность Кавказа. М., Наука. — Деревья и кустарники Северного Кавказа, дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. (1967). Под ред. А. И. Галушко. Нальчик, Кабард.-Балк. кн. изд. — Дзагуров Д. А. (1964). Леса Северной Осетии. Изд. Сев.-Осет. н.-и. инст., 22, 2. — Долуханов А. Г. (1940). К вопросу о взаимоотношении темнохвойных и сосновых лесов Кавказа. Бот. ж., 25, 4—5. — Долуханов А. Г. (1964). Темнохвойные леса Грузии. Тбилиси, Мецниереба. — Долуханов А. Г. (1977). Некоторые особенности развития и рубежи распространения восточной ели в горных лесах Закавказья. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 4. — Долуханов А. Г., Схирели В. С. (1959). Ель восточная. В кн.: Дендрофлора Кавказа, 1. Тбилиси, Изд. АН ГССР. — Дорофеев П. И. (1953). Ископаемая ель *Picea orientalis* (L.) на юге Северного Урала. Бот. ж., 38, 1. — Исаченко Т. И. (1980). Восточноевксинские темнохвойные леса. В. кн.: Растительность европейской части СССР. Л., Наука. — Квачидзе Р. К., Шарашидзе Р. В. (1972). Новые местонахождения ели восточной в ущелье р. Арагви. Сообщ. АН ГССР, 66, 2. — Кеппен Ф. (1885). Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб. — Колаковский А. А. (1955). Ископаемая дендрофлора Кавказа. Тр. Тбил. бот. инст. АН ГССР, 4, 17. — Корнаева В. Ю. (1963). Флора Туалетии и ее анализ. Зап. Центрально-Кавказ. отд. ВБО, 1. Орджоникидзе. — Кос Ю. И. (1951). Растительный мир Кабарды. Нальчик, Кабард.-Балкар. кн. изд. — Малеев В. П. (1939). О распространении колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа. Изв. ГГО, 6 — Малеев В. П. (1940). Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 4. — Маркович В. В. (1905). В поисках за вечным льдом. Изв. Имп. русск. геогр. общ., 38, 3. — Маркович В. В. (1906). В верховьях Ардона и Риона. Зап. Имп. русск. геогр. общ., 38, 3. — Махатадзе Л. Б. (1949). Пихта кавказская. В кн.: Дендрофлора Кавказа, 1. Тбилиси, Изд. АН ГССР. — Махатадзе Л. Б. (1966). Темнохвойные леса Кавказа. М., Лесная пром. Медведев Я. С. (1883). Деревья и кустарники Кавказа. Кавк. общ. сельск. хоз. — Медведев Я. С. (1919). Деревья и кустарники Кавказа. Изд. 3, Тифлис. — Метревели П. А. (1954). Восточная ель в Закавказье. Природа, 4. — Нейштадт М. И. (1955). К истории лесов северного склона Большого Кавказа в голоцене. ДАН СССР, 102, 3. — Овсянкин В. Н. (1959). Еловые леса Северного Кавказа. Тр. Всес. заочн. лесотехн. инст., 5. — Овсянкин В. Н. (1964). Пихтовые леса Северного Кавказа. Тр. Всес. заочн. лесотехн. инст., 8. — Орлов А. Я. (1949а). Взаимоотношения кавказской пихты и восточной ели на Северном Кавказе. Бюл. МОИП, отд. биол., 54, 2. — Орлов А. Я. (1949б). Возобновление кавказской пихты и восточной ели в лесах Северо-Западного Кавказа. Бюл. МОИП, отд. биол., 54, 3. — Орлов А. Я. (1951). Темнохвойные леса Северного Кавказа. М.; Л., Изд. АН СССР. — Синская Е. Н. (1933). Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. Бот. ж., 18, *9*. — Сочава В. Б. (1949). О происхождении буковых лесов Кавказа. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Туманджанов И. И. (1955). К постплиоценовой истории лесной растительности Северного Кавказа. Тр. Тбил. бот. инст., 17. — Туманджанов И. И. (1961). История лесов Северного Кавказа в голоцене. Вопросы голоцена. Вильнюс, Pergales. — Флора СССР. (1934). I. М.; Л. Изд. АН СССР. — Холявко В. С., Глоба-Михайленко Д. А., Холявко Е. С., (1978). Атлас древесных пород Кавказа. М., Лесная пром. — Шиманюк А. П. (1964). Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М., Просвещение. — Шифферс Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., Изд. АН СССР.

Северо-Осетинский государственный заповедник,
Алагир.

Получено 6 IV 1981

УДК 581.3 : 582.475

И. Н. Третьякова

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯ АНОМАЛЬНЫХ ЖЕНСКИХ ШИШЕК *PINUS SIBIRICA (PINACEAE)*

I. N. TRETYAKOVA. CYTOEMBRYOLOGY OF ABNORMAL FEMALE CONES IN *PINUS SIBIRICA (PINACEAE)*

Изучали эмбриональное развитие семяпочек аномальных особей кедра сибирского с интенсивным разрастанием женских шишек в год опыления. Установлено, что гаметогенез у таких особей завершается в течение одного вегетационного периода, спустя 2.5 месяца после опыления. Однако при полном созревании половых структур в период вторичного роста пыльцевых трубок эмбриональное развитие прекращается. Наблюдаются дегенерация яйцеклетки, отсутствие, как правило, сингамии и эмбриогенеза. Предполагается, что нормальное течение эмбрионального процесса прерывается в результате несовместимости гамет, как это происходит при гибридизации различных видов рода *Pinus*.

Особенности формирования репродуктивных структур кедровых сосен, в том числе сосны кедровой сибирской или кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour, привлекают внимание многих исследователей.

Биология семеношения и общие черты эмбриональных процессов кедра сибирского для условий Западно-Сибирской равнины обобщены в монографии Т. П. Некрасовой (1972). Схема последовательности морфогенеза и характер метаболизма основных его этапов описаны Е. Г. Мининой (1973). В литературе имеются отдельные сообщения о морфогенезе почек (Минина, Пискунова, 1963; Николаева, 1975), сроках опыления, микроспорогенезе, качестве пыльцы (Николаева, 1965, 1974а, б; Воробьев, 1967; Земляной, 1971; Некрасова, 1973) и семян (Олисова, 1957; Некрасова, 1963, 1966; Воробьев, 1964, 1974; Ирошников, 1967; Иванова, 1969; Земляной, 1973, 1975), развитии женских шишек и семяпочек (Данович, Ирошников, 1975; Хазова, Титов, 1976; Третьякова, 1978).

В норме эмбриональное развитие кедра сибирского осуществляется в течение двух вегетационных периодов: первый охватывает начальный этап формирования гаметофита, протекающего по нуклеарному типу, на втором процесс, сопровождаемый актом оплодотворения и развитием зародыша, завершается образованием сложной многоклеточной структуры женского гаметофита.

Известно, что репродуктивное развитие хвойных растений не всегда протекает по нормальному типу (Hutchinson, 1915; Dogra, 1966; Mc Lemore, 1975, и др.). Особого внимания заслуживают особи, характеризующиеся аномалиями в строении женских шишек. Отклонение от нормы у таких особей выражается в интенсивном разрастании семенных чешуй после опыления, формировании стерильных семян, явлениях полиэмбрионии, что свидетельствует о возможных нарушениях полового аппарата женских шишек.

В этом отношении значительный интерес представляют обнаруженные А. И. Ирошниковым (1974) в низкогорной популяции кедра сибирского с Западного Саяна, его отдельные экземпляры со своеобразными отклонениями в строении и развитии семенных чешуй женских шишек и образованием семян к осени первого года цветения. Эмбриогенез у них завершается за один вегетационный период вместо двух, обычно свойственных деревьям этого вида. Разрастаться может разное число чешуй, однако верхняя часть шишки сохраняет состояние однолетней шишки (Ирошников, 1974). Серией работ Е. Г. Мининой и Н. А. Ларионовой (1976а, б, в; 1979) было установлено, что в аномальных шишках наблюдается значительная активизация физиолого-биохимических процессов. Об этом свидетельствует повышенное содержание в их тканях гормональных веществ (Ларионова, 1973, 1975; Минина, Ларионова, 1976а, б, в; 1979) и углеводно-азотного обмена (Кудашова и др., 1975).

Принимая во внимание ярко выраженные изменения в морфогенезе и физиолого-биохимических процессах женских шишек указанных особей, мы попытались выяснить особенности их эмбрионального развития.

Материал и методика

Объектами изучения служили аномальные особи кедра сибирского из Западно-Саянской популяции. Для сравнения использовались особи с нормальным двулетним эмбриональным циклом развития (норма). Образцы семяпочек с ускоренным развитием семенных чешуй отбирали через каждые 2—5 дней в период с третьей декады мая по конец октября в 1976 и 1977 гг.

Материал фиксировали в смеси Навашина. При этом шишки первого года делили на две части: апикальную с нормальными и базальную с разросшимися чешуями. Постоянные препараты, приготовленные по общепринятой методике, окрашивали процеоновыми красителями (Иванов, Литинская, 1967) и гематоксилином Гейденгайна (Прозина, 1960). По каждому сроку сбора приготовляли 30—40 препаратов, анализировали 40—100 семяпочек, у которых измеряли зародышевые мешки (длину и ширину) и зрелые архегонии. Все результаты обрабатывали методом вариационной статистики.

Материал просматривали на микроскопах МБИ-6 и МБР-3. Микрофотографии сделаны на микроскопе МБИ-6.

Полученные результаты

Процесс гаметогенеза у аномальных особей кедра сибирского претерпевает значительное отклонение от нормального цикла эмбрионального развития, характерного для рода *Pinus*. В течение первых двух недель после опыления, проходившего 9—12 июня, в семяпочках протекает начальный этап формирования зародышевого мешка. В этот период его развитие у аномальных особей происходит так же, как в норме. Ядро функциональной мегаспоры подвергается синхронным делениям без образования клеточных стенок. На препаратах продольных срезов можно видеть от 6 до 16 свободных ядер. Мегаспора окружена 4—5 слоями темноокрашенных губчатых клеток, выполняющих функцию тапетума.

Во второй половине июля у аномальных особей по сравнению с деревьями нормального двулетнего цикла развития наблюдалось значительное увеличение зародышевого мешка (табл. 1). Так, к 17 июля размер зародышевого мешка аномальной особи достиг 433 мкм в длину и 381 мкм в ширину, в то время как в норме он не превышал соответственно 320 и 276 мкм. В это же время начинается разрастание семенных чешуй базальной части шишек у аномальных особей.

ТАБЛИЦА 1

Величина зародышевого мешка нормальных и аномальных шишек первого года развития, мкм (M±m)

Дата	Аномалия		Норма	
	длина	ширина	длина	ширина
6 VII	257.0±1.2	230.8±2.0	279.2±9.4	254.3±8.0
17 VII	433.2±1.5	381.9±1.1	320.3±4.7	276.7±4.7
27 VII	1000.0±27.5	946.7±15.9	322.4±5.6	277.4±5.0
2 VIII	1298.0±38.2	1146.0±25.5	339.4±6.8	337.3±2.8
31 VIII	3810.0±50.0	1840.0±51.0	457.2±4.8	440.0±3.0
26 IX	4800.0±47.1	3500.0±39.2	568.0±3.9	531.8±3.5

В конце июля женский гаметофит аномальных шишек переходит от ценоцитной к целлюлярной стадии развития. О наступлении последней свидетельствует быстрое образование клеточных стенок, идущее в центростремительном направлении. В этот момент размеры зародышевого мешка достигают 1000 мкм в длину и 946 мкм в ширину, в то время как в норме они остаются без изменений (табл. 1).

В начале августа, т. е. через 50—55 дней после опыления, в микропиллярной части зародышевого мешка обособляются 2—3 архегония. 2 августа структура архегониев была многоклеточной. В апикальной части архегониев образуются

четыре шейковые и одна центральная клетки. На препаратах центральная клетка при окрашивании проционовыми красителями выглядит совершенно белой с редкими голубыми тяжами цитоплазмы. Вокруг нее формируется слой, состоящий из небольших по величине и плотно прилегающих друг к другу клеток таблитчатой формы с довольно крупными ядрами.

К концу первой декады августа центральные клетки архегониев значительно увеличиваются в размере (в 2—3 раза) и подвергаются очень сильной вакуолизации. В это время у семяпочек с неразросшимися чешуями из апикальной части шишек, так же как и у деревьев кедра сибирского с нормальным двулетним эмбриональным циклом, зародышевый мешок представлен свободноядерной стадией развития. Число свободных ядер может быть высоким — от 80 до 120. Размеры зародышевого мешка не превышают 712 мкм в длину и 676 мкм в ширину.

К 18 августа архегонии аномальных шишек достигают своих максимальных размеров (570 мкм в длину и 338 мкм в ширину). Как видно из табл. 2, размеры аномальных архегониев меньше, чем развивающихся по нормальному циклу. В этот период в центральной клетке полностью исчезают вакуоли и цитоплазма приобретает гомогенную грубозернистую структуру. На подавляющем большинстве препаратов (72%) было видно, что ядро центральной клетки подвергается делению, в результате чего образуются яйцеклетка и эфемерная брюшная, или вентрально-канальцевая, клетка. Последняя располагается в верхней, микропилярной части архегониев вблизи шейковых клеток и вскоре разрушается, оставаясь заметной в виде узкой полосы. Ядро яйцеклетки увеличивается в размерах и движется к центру архегония.

ТАБЛИЦА 2

Размеры зрелых архегониев у аномальных и нормальных особей, мкм (M ±m)

Особи	Размеры архегониев	
	длина	ширина
Аномалия (23 VIII 1976)	570 ±7.0	338 ±3.4
Норма (9 VI 1977)	601.7 ±3.8	381 ±2.8

Через 3—4 дня после образования яйцеклетки у 70% семяпочек развитие женского гаметофита завершается. Готовые к оплодотворению архегонии состоят из большого ядра яйцеклетки (диаметром 160 мкм), расположенного в центре разрушенного ядра брюшной канальцевой клетки в апикальном конце архегония, четырех лежащих в один ряд шейковых клеток и однослойной обкладки. При созревании женского гаметофита в зародышевом мешке у основания архегониев выделяется группа клеток, имеющих темноокрашенную цитоплазму и многочисленные крахмальные гранулы. Впоследствии эта группа клеток дает начало зародышевому каналу.

Надо отметить, что мужской гаметофит аномальных семяпочек в этот период остается в стадии покоя. Пыльцевые трубки с ядрами находятся в верхней части нуцеллуса. Клетки последнего содержат значительное число крахмальных гранул.

К концу августа у 41% просмотренных семяпочек ядро яйцеклетки попрежнему оставалось в центре архегония (рис. 1, *А* — см. вклейку). На отдельных препаратах (8%) было видно появление темноокрашенных структур, напоминающих веретена в делящихся клетках (рис. 1, *Б*, *В*). На экваторе таких веретен иногда возникают очертания хромосом (рис. 1, *Г*), т. е. происходит гаплоидное деление ядра яйцеклетки.

В дальнейшем ядро яйцеклетки уменьшается в объеме, теряет контур и исчезает в плазме архегония, после чего на его месте некоторое время сохраняются очертания сгустков хроматина. Появление подобных сгустков наблюдалось при цитоэмбриологическом изучении неоплодотворенных яйцеклеток у кедра сибирского, формирующихся по обычному двулетнему циклу развития. Вероятно, такая конденсация хроматина в плотные массы сопровождает процесс деструкции ядра яйцеклетки и всего архегония. Особенно отчетливо это можно видеть в семяпочках, у которых ядро яйцеклетки полностью исчезло

в плазме архегония. Такие архегонии окрашиваются гомогенно, за исключением шейковых клеток, в них никаких структур не обнаруживается.

Заслуживает внимания тот факт, что у большинства семяпочек аномальных особей в конце августа возобновляется развитие мужского гаметофита и пыльцевые трубки с ядрами устремляются к архегониям. По нашим наблюдениям, в период с 31 августа по 4 сентября отдельные пыльцевые трубки таких особей прорастали до архегониев и ядра спермиев достигали шейковых клеток. Однако ядро яйцеклетки в этот период уже подвергалось значительной деструкции или полностью разрушилось.

В исключительно редких случаях (на 3 препаратах из 340 просмотренных) ядра спермиев проникают в цитоплазму яйцеклетки и процесс сингамии, повидимому, все же осуществляется. Об этом можно судить по образованию четырех свободных ядер проэмбрио, направляющихся к основанию архегония (рис. 2, см. вклейку). Отсутствие более поздних стадий развития этих ядер, вероятно, может свидетельствовать о том, что они подверглись процессу деструкции.

К 10 сентября женский гаметофит аномальных особей разрушается. Для цитоплазмы яйцеклетки таких особей характерны приобретение слабого гомогенного окрашивания и появление в ней многочисленных вакуолей.

В течение сентября разрушение архегониев продолжается. В третьей декаде сентября лишь у отдельных архегониев частично сохраняются оболочки (рис. 2, *Б*). Никаких следов проэмбрио или эмбрио не обнаружено. Хорошо сформированный зародышевый канал пустой. Интересно отметить, что при отмирании архегониев жизнеспособность эндосперма сохраняется. Клетки его интенсивно окрашиваются и содержат значительное число крахмальных гранул. Это ведет к формированию стерильных семян — с эндоспермом, но без зародыша.

В этот же период (сентябрь) у верхней части аномальных шишек, сохранивших состояние однолетней шишки, семяпочки проходят свободноядерную стадию развития, но в некоторых из них уже обнаруживаются небольшие архегонии с центральной и шейковыми клетками. Что касается женского гаметофита шишек первого года развития кедра сибирского, формирующихся по обычному двулетнему циклу развития, то в конце сентября для него характерна свободноядерная стадия развития.

Таким образом, процесс гаметогенеза у аномальных особей кедра сибирского значительно ускорен, он завершается к концу первого вегетационного периода, т. е длится менее чем 2.5 месяца после опыления.

Обсуждение результатов

У аномальных особей кедра сибирского с интенсивным разрастанием семенных чешуй женских шишек установлены значительные отклонения от нормального двулетнего цикла эмбриогенеза. Развитие мужского и женского гаметофита у таких особей намного ускоряется, завершаясь после опыления в течение нескольких летних месяцев одного года. Это ускорение обусловлено сокращением свободноядерной стадии развития, ранним образованием архегониев и яйцеклетки. Вместе с тем при полном созревании половых структур происходит остановка эмбрионального развития, связанная с дегенерацией яйцеклетки в плазме архегония в период вторичного роста пыльцевых трубок, а в преобладающем большинстве случаев — с отсутствием акта слияния гамет и стадии эмбриогенеза.

Особого внимания заслуживает процесс деструкции яйцеклетки в аномальных шишках. Он сопровождается появлением в ядрах яйцеклеток правильных сгустков хроматина, последующим уменьшением объема ядер и их исчезновением в плазме архегониев. Подобное состояние женского гаметофита через 5—7 дней после сингамии наблюдалось у неоплодотворенных архегониев шишек второго года развития с нормальным эмбриональным циклом.

Появление сгустков в ядрах половых структур, по мнению В. П. Банниковой (1974), свидетельствует о конденсации хроматина в плотные массы, наблюдаемой при межвидовой гибридизации перед деструкцией ядер. Исчезновение ядер

яйцеклетки в плазме неоплодотворенных семяпочек отмечалось ранее у *Pinus peuce* Griseb. (Hagman, Mikkola, 1963).

С другой стороны, появление правильных сгустков хроматина в дегенерирующих яйцеклетках аномальных шишек кедра сибирского напоминает образование веретен в делящейся клетке. На экваторе таких веретен иногда возникают очертания хромосом. Следовательно, можно сделать предположение о тенденции яйцеклетки к делению, не осуществившейся вследствие ее гибели. Минина и Ларионова (1976а, б, в; 1979), основываясь на высоком физиолого-биохимическом потенциале апомиктичных растений, установленном исследованиями Н. В. Цингер с сотрудниками (1965), предполагали, что в данном случае проявляются элементы партеногенеза. Встречающиеся в литературе отдельные сообщения о наличии апомиксиса у голосеменных растений, в том числе и у некоторых видов сосен, показывают эмбриологическую картину партеногенетического деления ядра яйцеклетки. Такую картину партеногенеза демонстрировал W. Saxton (1909) у *Pinus pinaster* Soland. Он или совсем не обнаруживал в семяпочках следов роста пыльцевых трубок, или видел, что прорастая до архегониев, они имели неподвижные ядра спермиев. При отсутствии последних гаплоидное ядро яйцеклетки претерпевало деление, следствием которого было образование эмбрио. Недавно P. Mehra и P. Dogra (1976) наблюдали у 10% семяпочек *P. allichiana* A. B. Jacks и 5% *P. nigra* Arn. партеногенетическое деление неоплодотворенных ядер яйцеклетки. Наличие партеногенеза в данном случае подтверждалось гаплоидным числом хромосом (n=12) в первом делении зиготы.

Можно полагать, что явление партеногенеза в дегенерирующихся яйцеклетках кедра сибирского у особей с ускоренным развитием женских структур шишки мало вероятно. Однако склонность к некоторым элементам апомиксиса у аномальных особей все-таки имеется.

Физиологические причины остановки эмбрионального развития при полном созревании мужского и женского гаметофита остаются неясными. Значительная активизация физиолого-биохимических процессов аномальных особей, установленная Мининой и Ларионовой (1976а, б, в; 1979), вероятно, является предпосылкой для рассматриваемых аномалий. Возможно, при высокой напряженности таких процессов усиление синтетической деятельности тканей семяпочки, вызванное вторичным ростом пыльцевой трубки, оказывается токсичным для зрелой яйцеклетки. Ее ядро инактивируется и утрачивает способность к сингамии. Можно допустить также, что при оплодотворении нарушается синхронность прохождения эмбрионального развития мужского и женского гаметофита, т. е. происходит несовпадение стадии созревания яйцеклетки со временем внедрения мужских гамет. Дегенерирующая яйцеклетка оказывается неспособной к выполнению свойственных ей половых функций и вскоре гибнет, несмотря на наличие подошедших к ней пыльцевых трубок.

При изучении аномального развития женских шишек кедра сибирского не меньший интерес представляют наблюдаемые в исключительно редких случаях проникновение спермиев в цитоплазму яйцеклетки и возможное слияние их с ядром яйцеклетки. Признаки оплодотворения в таких случаях были обнаружены по образованию четырех свободных ядер проэмбрио, движущихся к основанию архегония. Отсутствие более поздних стадий формирования эмбрио свидетельствует о том, что первые свободные ядра проэмбрио разрушаются.

Подобное явление описывалось R. Hagman и L. Mikkola (1963) у межвидовых гибридов сосен. При скрещивании *P. peuce*×*P. cembra* L. и *P. peuce*×*P. koraensis* Sib. et Zucc. эмбриональное развитие у гибридов, включая и акт оплодотворения, происходило обычным путем. Но на первой стадии образования четырехъядерного проэмбрио развитие останавливалось. По мнению Hagman и Mikkola, дегенерация при межвидовой гибридизации начинается в начальной стадии дифференциации нового индивидуума. Четыре свободных ядра проэмбрио оказываются не способными сообщаться с окружающей их цитоплазмой и гибнут. Такую точку зрения уже высказал R. Sarvas (1962) при изучении *P. sylvestris* L.

Принимая во внимание вышесказанное, можно предположить, что процесс оплодотворения, наблюдаемый иногда у аномальных особей кедра сибирского, не ведет к образованию полноценной зиготы, а затем и эмбрио.

Таким образом, нормальный ход эмбрионального развития у аномальных особей кедра сибирского прерывается в тот период, когда устанавливаются тесные контакты между зрелыми гаметофитами, а также между новым формирующимся организмом и тканями женского гаметофита. Вполне вероятно, что остановка эмбрионального процесса обусловлена проявлением несовместимости гамет, подобно тому как это происходит при межвидовой гибридизации у многих видов рода *Pinus*.

Автор выражает искреннюю благодарность Д. А. Транковскому, Е. Г. Мининой и А. И. Ирошникову за ценные советы и постоянное внимание при проведении исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П. (1974). Цитоэмбриология межвидовой несовместимости. Автореф. докт. дис. Киев. — Воробьев В. Н. (1964). Плодоношение кедра сибирского по высотным подпоясам Северо-Восточного Алтая. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 3, 12. — Воробьев В. Н. (1967). Экологические особенности семеношения кедра сибирского в горных условиях. Автореф. канд. дис. Красноярск. — Воробьев В. Н. (1974). Особенности плодоношения кедра сибирского в горных условиях. В кн.: Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск, Наука. — Данович К. Н., Ирошников А. И. (1975). Об аномальном развитии женских шишек и семяпочек у кедра сибирского. Информ. материалы, 13. Иркутск. Сиб. инст. физиол. и биохим. раст. — Земляной А. И. (1971). Особенности микроспорогенеза у кедра сибирского на Алтае. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 3, 15. — Земляной А. И. (1973). О полиэмбрионии семян кедра сибирского в горных условиях. В кн.: Половая репродукция хвойных, 1. Новосибирск, Наука. — Земляной А. И. (1975). Биологические основы семеношения кедра сибирского на Алтае в связи с высотной поясностью. Автореф. канд. дис. Новосибирск. — Иванов В. Б., Литинская Т. К. (1967). Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями. Цитология, 9, 9. — Иванова Р. Н. (1969). Явление полиэмбрионии у кедра сибирского. Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. гос. унив., 23, 3. — Ирошников А. И. (1967). Качество семян кедра сибирского в горных районах. В кн.: Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. Чита. — Ирошников А. И. (1974). Полиморфизм популяций кедра сибирского. В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, Инст. леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. — Ирошников А. И., Ларионова Н. А., Минина Е. Г., Шайдурова Р. Д. (1972). Роль ростовых веществ в формировании женских шишек у деревьев сосны. ВДНХ. М., Наука. — Кудашова Ф. Н., Осетрова Г. В., Минина Е. Г. (1975). Аминокислоты и углеводы в женских стробилах и пыльце сосны сибирской. Информ. материалы, 13. Иркутск. Сиб. инст. физиол. и биохим. раст. — Ларионова Н. А. (1973). Роль эндогенных регуляторов роста в формировании женской шишки кедра сибирского. В кн.: Половая репродукция хвойных, 1. Новосибирск, Наука. — Ларионова Н. А. (1975). Фитогормоны в регуляции роста и покоя женских шишек кедра сибирского. В кн.: Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. Красноярск, Инст. леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. — Минина Е. Г. (1973). Определение пола и природные регуляторы роста у некоторых хвойных лесных пород. В кн.: Половая репродукция хвойных, 1. Новосибирск, Наука. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1976а). Возможный апомиксис и фитогормоны у кедра сибирского. В кн.: Материалы V Моск. совещ. по филогении растений. М., Наука. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1976б). Строение и физиологические особенности аномальных женских шишек *Pinus sibirica* du Tour. Бот. ж., 61, 4. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1976в). Аномалия женских шишек сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) как возможная форма апомиксиса. ДАН СССР, 227, 5. — Минина Е. Г. Ларионова Н. А. (1979). Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., Наука. — Минина Е. Г., Пискунова Т. М. (1963). Жизнедеятельность почек кедра сибирского как важнейший этап в процессах его плодоношения. Тр. Инст. леса и древесины, 62. М., Изд. АН СССР. — Некрасова Т. П. (1963). Развитие зародыша кедра сибирского. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 12, 3. — Некрасова Т. П. (1966). Динамика жира в семенах кедра сибирского. Информ. бюл. АН СССР, Иркутск. — Некрасова Т. П. (1972). Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, Наука. — Некрасова Т. П. (1973). Мейоз в материнских клетках пыльцы у кедра сибирского Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 3, 15. — Николаева А. Н. (1966). Особенности биологии цветения кедра сибирского в условиях Западного Саяна. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 2, 8. — Николаева А. Н. (1974а). О содержании крахмала в проросшей пыльце кедра сибирского. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 2, 10. — Николаева А. Н. (1974б). Жизнеспособность пыльцы кедра сибирского в условиях Западного Саяна. Лесоведение, 3. — Николаева А. Н. (1975). Органогенез кедра сибирского на Западном Саяне. Лесоведение, 4. — Олисова О. П. (1957). Вопросы биологии прорастания семян кедра сибирского. Тр. по лесному хозяйству, 3. Новосибирск, Наука. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. М., Высшая школа. — Третьякова И. Н. (1978). Развитие женского гаметофита аномальных шишек кедра сибирского. Материалы Всес. симп. по эмбриологии растений, 3. Киев, Наукова думка. — Хазова И. Н., Титов Е. В. (1976). Характер взаимодействия семяпочек и пыльцы при скрещиваниях орехоплодных сосен. В кн.: Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. 3. Воронеж. — Цингер Н. В., Поддуб-

ная-Арнольди В. А., Петровская-Баранова Т. П., Полунина И. Н. (1965). К вопросу о причинах апомиксиса. Тр. МОИП, 18. — Dogra P. D. (1966). Observations in *Abies pindrow* with discussion on the question of occurrence of apomixis in Gymnosperms. Silvae Genetica, 16, 1. — Hagman R. M., Mikkola L. (1963). Observation on crosself/- and interspecific pollinations in *Pinus peuce* Criseb. Silvae Genetica, 12, 3. — Hutchinson A. H. (1915). Fertilisation in *Abies balsamea*. Bot. Gaz., 60, 1. — Mc Lemore B. F. (1975). Anomalous growth of unpollinated shortleaf pine conelets. Forest Sci., 21, 4 — Mehra P. N., Dogra P. D. (1976). Embryogeny of *Pinaceae*. 1. Proembryogeny. Proc. Ind. Nat. Sci. Acad., A, 41, 5. — Sarvas R. (1962). Investigations on the flowering and seedcrop of *Pinus silvestris*. Metsänutk. Jubkais. 53. 4. — Saxton W. T. (1909). Parthenogenesis in *Pinus pinaster*. Bot. Gaz., 47, 3.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 4 XII 1978.

УДК 481.46 : 582.998

В. К. Василевская, В. И. Дорджиева

ФОРМИРОВАНИЕ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ В ЦВЕТКЕ *HELIANTHUS ANNUUS (ASTERACEAE)*

V. K. VASILEVSKAJA, V. J. DORDJIEVA. THE FORMATION OF THE VASCULAR SYSTEM OF FLOWER IN *HELIANTHUS ANNUUS (ASTERACEAE)*

Изучено формирование проводящей системы в процессе развития цветка и прицветного листа подсолнечника. Обсуждаются функциональное значение некоторых тканей этих органов, а также природа прицветного листа, паппуса и завязи.

В отечественной литературе недостаточно освещаются вопросы васкулярной анатомии цветка и соцветия (Петрова, 1980), отсутствует описание анатомического строения цветка подсолнечника.

В связи с тем, что эти сведения имеют большое значение для работ в области систематики и селекции, важно осветить формирование органов цветка и прицветного листа подсолнечника, распределение в них проводящей системы и на основе этих данных обсудить природу прицветного листа, паппуса и нижней завязи, а также функциональное значение некоторых тканей. Формирование цветка изучалось на растениях сорта-стандарта Передовик. Материал был собран на Кубанской опытной станции Всесоюзного института растениеводства им. В. И. Вавилова.

При выполнении работы мы опирались на статьи В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1949, 1951), Савченко, (1952), М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1952), С. Г. Тамамшян (1956), N. Ramayya (1959), изучивших строение соцветия, цветков и плодов нескольких видов других родов астровых.

Формирование частей цветка у подсолнечника происходит по общему плану развития цветка сложноцветных, ранние этапы которого описаны Александровым, Савченко (1949, 1951) и Савченко (1952). Первые цветковые бугорки у подсолнечника, закладывающиеся на немного вогнутом зачатке корзинки (диаметр 3.5 мм) непосредственно под бугорками самого внутреннего круга листочков обвертки, сначала не отличаются от бугорков этих листочков. Но вскоре у цветкового бугорка со стороны, обращенной к обвертке, возникает меристематический бугорок будущего прицветного листа. Он активно растет и к моменту появления на цветковом бугорке валика будущих цветолистиков прикрывает этот зачаток листа. Вскоре на валике начинают дифференцироваться пять разных бугорков — будущие лепестки.

После заложения бугорков венчика формируются бугорки тычинок, последними — плодолистики. Чашелистики у подсолнечника возникают одновременно с плодолистиками. Исследуя вопрос исчезновения чашечки у астровых, Тамамшян (1956) установила четыре типа ее заложения. Подсолнечник относится к третьему типу — Helianthus, у которого чашелистики возникают одновременно с плодолистиками.

Самый наружный круг цветковых бугорков впоследствии формируется в цвет-

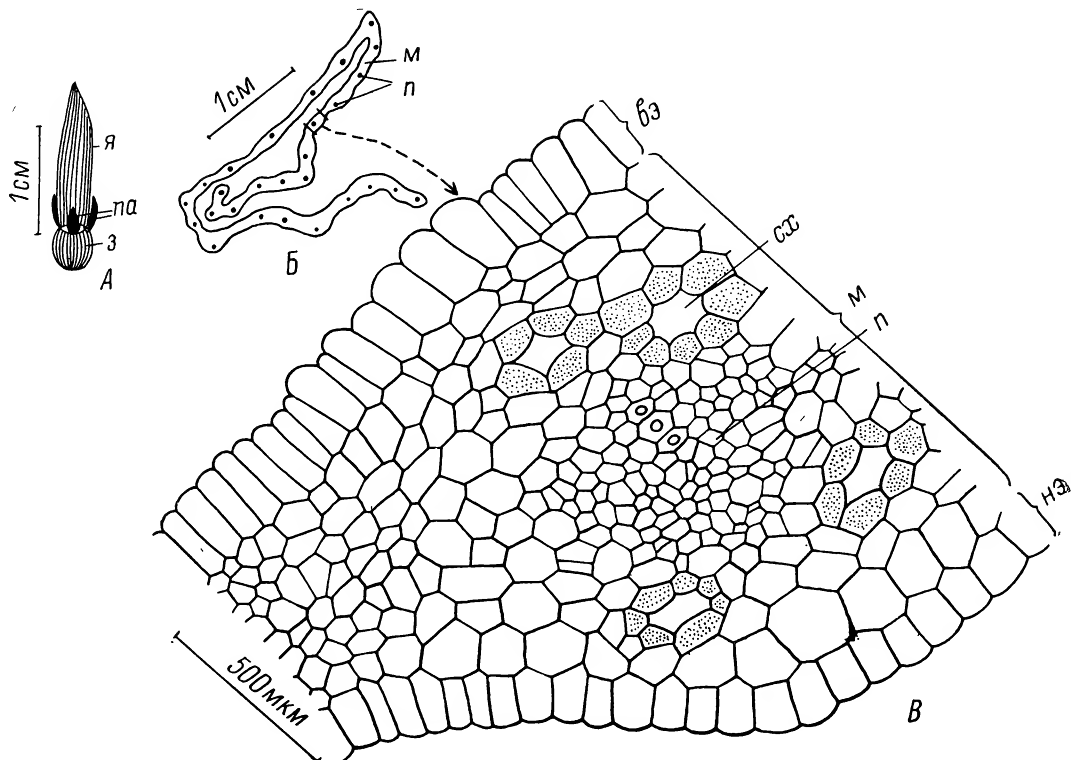


Рис. 1.

А — схема язычкового цветка, *Б* — поперечный срез язычка в средней части, *В* — участок язычка на поперечном срезе; *з* — завязь, *па* — паппус, *я* — язычок, *вэ* — внутренняя эпидерма, *м* — мезофилл, *нэ* — наружная эпидерма, *п* — проводящий пучок, *сх* — смоляной ход.

ки двух типов — бесполые язычковые (в них не закладываются семязачатки) и обоеполые трубчатые; они чередуются друг с другом. У корзинки диаметром 10 см сильно вытянутые язычки бесполых цветков и прицветные листья краевых трубчатых цветков образуют как бы еще один круг обвертки. Многослойный мезофилл язычка пронизан параллельно идущими концентрическими амфикрибральными проводящими пучками. В средней части язычка можно насчитать от 23 до 28 проводящих пучков, почти возле каждого из них расположен смоляной ход, возле пучка средней жилки их 4 (рис. 1, *А—В*). К основанию язычка число проводящих пучков уменьшается до 12—15. Примерно такое же число пучков имеется и в основании венчика трубчатых цветков — свидетельство того, что язычок так же образован 5 сросшимися лепестками, как и венчик трубчатого цветка. Поэтому мнение В. Г. Хржановского (1976) о том, что язычок образован 2—3 лепестками, основанное на числе зубчиков на верхушке язычка, ошибочно.

Клетки эпидермы язычка своеобразны — с обеих поверхностей они имеют столбчатую форму. Наружная стенка эпидермальных клеток слегка выпуклая (рис. 1, *В*). Наружная эпидерма несет большое число простых и железистых волосков. К основанию язычка клетки эпидермы принимают таблитчатую форму; простые волоски становятся длиннее и располагаются гуще. Структура язычка — большое число железистых волосков, яркая окраска — свидетельствует о том, что краевые цветки специализированы для привлечения опылителей.

Все части цветка оказываются сформированными, когда диаметр корзинки достигает 10 см, в этот момент высота корзинки 8, завязь не превышает 2 мм (рис. 2, *А*). В верхней части она трехгранная, от граней отходят три пленчатых выроста, представляющие собой паппус, охватывающий основание венчика. Под наружной эпидермой завязи по всей ее длине проходят параллельно друг другу слаборазвитые многочисленные проводящие пучки; чуть глубже в завязи обособленно расположены три более развитых проводящих пучка. Они представляют собой продолжение пучков язычка, так же как и основная часть по-

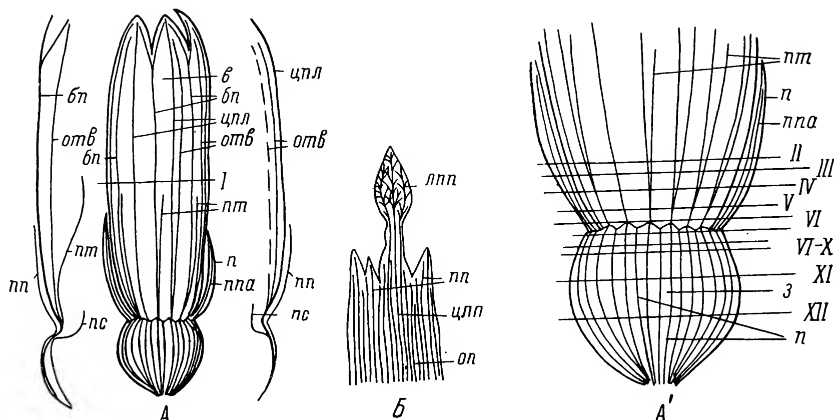


Рис. 2.

А — схема трубчатого цветка; по краям изображены проводящие пучки, проходящие по ребрам завязи, *бп* — боковые проводящие пучки лепестков венчика, *в* — венчик, *отв* — ответвления центральных проводящих пучков, *пз* — проводящие пучки завязи, *ппа* — проводящие пучки паппуса, *пс* — проводящие пучки столбика, *пт* — проводящие пучки тычинок, *цпл* — центральный проводящий пучок лепестка. *А'* — увеличенная нижняя часть цветка; *I—XII* — уровни среза; *н* — нектарник, *рз* — ребро завязи, *с* — семязачаток. *Б* — схема прицветного листа; *лпп* - листовая пластинка прицветника, *оп* — основание прицветника, *пп* — проводящие пучки прицветника; *цпп* — центральный проводящий пучок прицветника.

стенных слаборазвитых пучков завязи. И только проводящие пучки, идущие по граням завязи, ближе к наружной ее эпидерме, являются следами паппуса.

Известно, что в корзинке периферические семянки трубчатых цветков всегда крупнее и развиты лучше центральных. Это связано не только со временем, но и с местом закладки периферических цветков. Формируясь непосредственно под листочками обвертки, они имеют более выгодное положение в отношении питания, поэтому периферические трубчатые цветки опережают в развитии центральные цветки, сохраняя сходный общий план строения.

Бутон цветка защищает прицветный лист, несколько утолщенная срединная часть которого и образует небольшую листовую пластинку, прикрывающую еще не раскрывшийся цветок. Проводящие пучки прицветного листа, входя в него из ложа соцветия, разветвляются, затем идут параллельно друг другу. В средней части прицветного листа можно насчитать до 18 коллатеральных проводящих пучков. Между ними непосредственно под наружной эпидермой (ближе к обвертке) расположены волокновидные клетки, стенки которых ко времени созревания плода одревесневают, благодаря чему прицветные листья служат опорой для семянок. Наиболее развитые проводящие пучки входят в листовую пластинку прицветника, где, разветвляясь, образуют густую сеть жилок. Часто разветвления центрального пучка переплетаются с проходящими рядом разветвлениями боковых пучков (рис. 2, *Б*). Эпидерма обеих поверхностей (как прицветного листа пластинки, так и листьев срединной формации) несет устьица аномоцитного типа. По краям прицветника и особенно прикрывающей бутон зеленой пластинки развиты простые и железистые волоски. Основание прицветного листа утолщено за счет развития аэренхимы под внутренней (морфологически верхней) эпидермой.

Наличие в прицветном листе проводящих пучков, хлоренхимы и аэренхимы способствует улучшению питания и газообмена отдельного цветка в период его развития. Таким образом, функции прицветного листа значительно шире простого удерживания семянки в корзинке, как это отмечал В. К. Морозов (1947). Судя по строению, бо́льшая часть прицветного листа является гомологом основания листа срединной формации и лишь небольшая зеленая пластинка, прикрывающая бутон, — гомологом его листовой пластинки.

Как известно, венчик обоеполого цветка пятичленный, сросшийся. По всей длине венчика параллельно друг другу идут десять хорошо развитых проводящих пучков. Пять из них — это центральные пучки лепестков, а чередующиеся с ними образованы слившимися боковыми пучками, которые в верхней части раздваиваются и продолжаются в соседних свободных верхушках венчика.

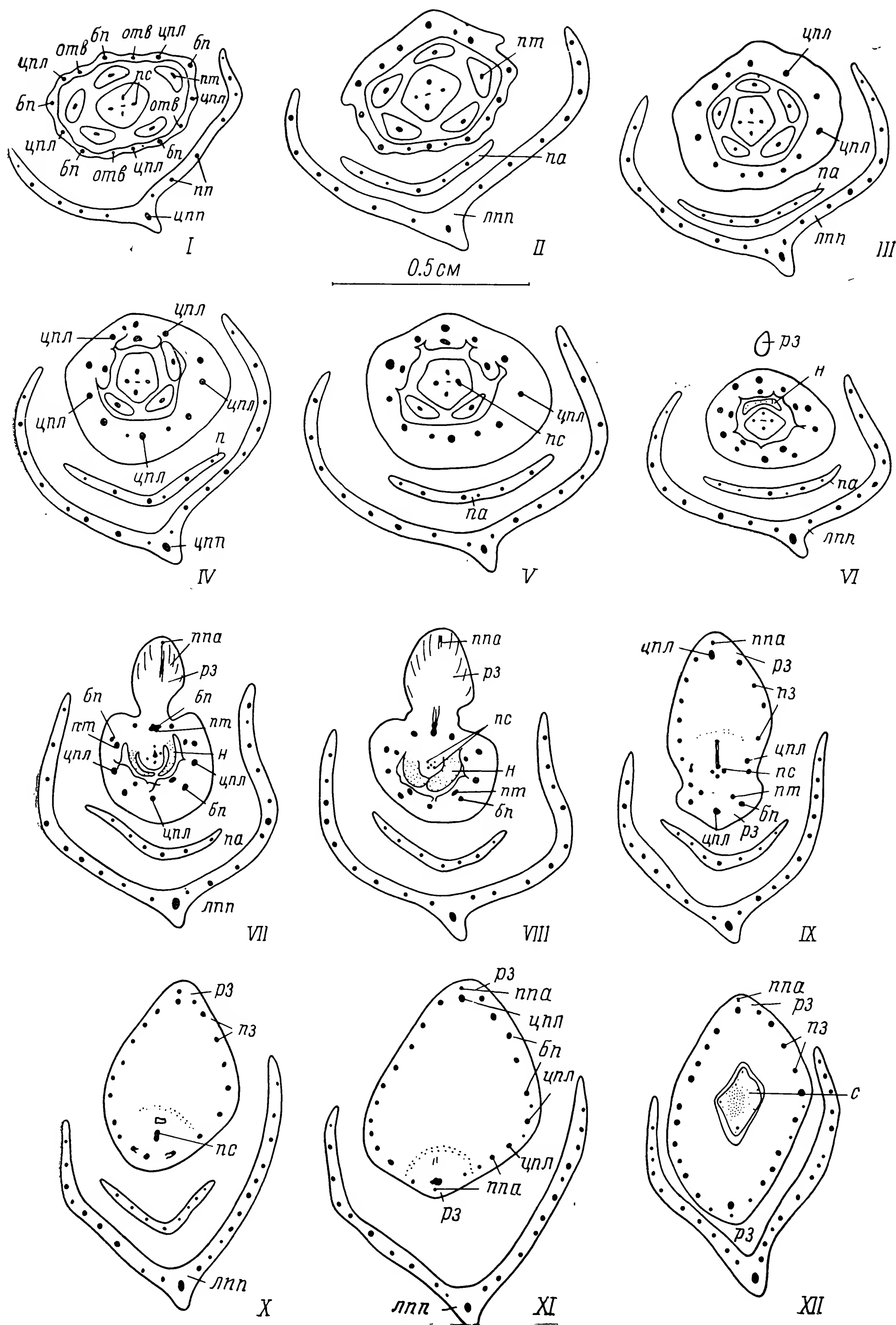


Рис. 2 (*продолжение*).

Нередко между ними располагаются слаборазвитые поводящие пучки, отчленившиеся в основании венчика от более развитых пучков (рис. 2, *А*, *I—V*). Участки, по которым проходят проводящие пучки, утолщены; наружная эпидерма вдоль жилок несет железистые волоски. Утолщены также свободные

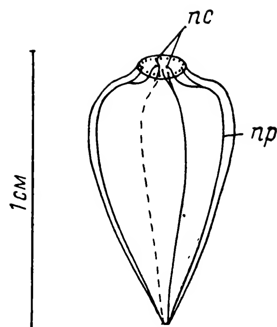


Рис. 3. Схема контакта проводящих пучков столбика с пучками околоплодника.

Обозначения, как на рис. 2.

концы лепестков и основание венчика. Остальные участки венчика состоят лишь из наружной и внутренней эпидермы.

В зоне срастания венчика и тычинок с завязью проводящие пучки тычиночных нитей объединяются со слившимися боковыми пучками лепестков (рис. 2, *А*, *IV—VIII*). На этом же уровне видно одно из ребер завязи, в 100—120 мкм ниже этой зоны видно еще одно ребро. На поперечных срезах *VI—VIII* (рис. 2, *А*) ребро завязи обнаруживается в виде отростка у основания венчика. Проходящий на этом участке проводящий пучок одной из тычинок присоединяется к соответствующему боковому пучку лепестка немного выше остальных (рис. 2, *А*, *VII*). Проводящие пучки венчика и тычинок концентрические, амфикрибральные. В столбике пестика вокруг его канала крестообразно расположены четыре проводящих пучка, возле каждого из них — смоляной ход (рис. 2, *А*, *I—VI*). В основании столбика находится нектарный диск. На этом этапе развития трудно рассмотреть ход проводящих пучков в основании столбика. В процессе формирования тканей завязи в верхней ее части обособляется небольшой округлый выступ (500 мкм высотой) — поверхность венчика, контактирующая с завязью, уменьшается. В результате проводящие пучки оказываются сближенными по периферии этого выступа, пучки столбика от его центра отходят к этим периферическим пучкам. Одна пара расположенных друг против друга проводящих пучков столбика причленяется к наиболее развитым пучкам ребер, другая — к проводящим пучкам, идущим по середине плодолистиков (рис. 3).

Выросты верхней части стенки завязи у сложноцветных разные авторы называют различно. В ботаническом словаре J. Henderson (1976) они обозначаются как «пучок», «хохолок», «щетинки», «перистые отростки на месте края чашечки». Такое число названий одного образования объясняется, видимо, их морфологическим разнообразием у разных видов сложноцветных. Для *Helianthus* выросты стенок завязи вслед за Александровым и Савченко (1951), Тамамшян (1956), П. П. Поляковым (1967) мы называем паппусом (рис. 2, *А*).

До сих пор остается дискуссионным вопрос о наличии чашечки у сложноцветных. Его решение тесно связано с решением вопроса о природе паппуса. А. И. Плотников (1940), изучая биологию цветения подсолнечника, и Морозов (1947), занимаясь селекцией этой культуры, рассматривали паппус как чашечку, состоящую из двух раздельных чашелистиков, сильно редуцированных, имеющих вид маленьких рожек длиной 3—5 мм. Изучение развития цветка позволяет уточнить природу паппуса. У подсолнечника, как это было отмечено Тамамшян и подтверждено нашими наблюдениями, паппус закладывается при дифференцировке цветка одновременно с плодолистиками. В отличие от бесполого у трубчатого цветка паппус представлен двумя супротивными выростами. Возникая сначала снаружи от основания бугорков венчика, в дальнейшем они растут, оставаясь плотно слитыми с ребрами завязи. Только самая верхняя часть бугорков зачаточного паппуса, оставаясь свободной, образует выросты над ребрами завязи. По ребрам идут параллельно два проводящих пучка (рис. 2, *А*, *XI—XII*), из которых наружный меньших размеров — след пучка паппуса, что подтверждает листовую, а не трихомную природу последнего. Как и в бесполом цветке, более развитые и крупные, расположенные глубже в тканях завязи проводящие пучки представляют собой следы пучков венчика, а менее развитые — центральные пучки выростов паппуса. Параллельно центральному пучку в паппусе образуются очень слабо развитые пучки, имеющие 1—2 ряда сосудов, т. е. его боковые жилки. Таким образом, место расположения паппуса на начальных фазах развития цветка и наличие в нем проводящих пучков подтверждают мнение тех авторов (Сенянинова-Корчагина, 1952; Тамамшян, 1956; Поляков, 1967), которые рассматривают паппус как видоизмененную ча-

шечку, считая его гомологом отгиба чашечки. По мнению Ramayya (1959), филломное, а не трихомное происхождение паппуса у сложноцветных доказывается тем, что он опушен так же, как и другие листовые органы.

Когда паппус сформирован, а венчик еще не раскрыт, на срезе через среднюю часть завязи можно насчитать до 25—30 параллельно идущих проводящих пучков (рис. 2, *X—XII*). Из них десять наиболее крупных представляют собой следы проводящих пучков венчика, в них сформированы по 1—2 сосуда ксилемы, окруженных флоэмой. Проводящие пучки, идущие между ними, в верхней части завязи раздваиваются и причленяются к двум соседним пучкам. Большинство этих пучков содержит только флоэму. В стенке завязи смоляные ходы не обнаружены. Во внутренних ее тканях намечается аэренхиматизация. Семязачаток имеет небольшую ножку.

Завязь подсолнечника у основания узкая, и часть пучков в этой зоне соединяется между собой. Входящие в ложе корзинки синтетические пучки причленяются к пучкам, идущим на этом участке по ложу корзинки. Место причленения завязи можно обнаружить по большой концентрации проводящих пучков, контактирующих друг с другом без особого порядка. На ложе корзинки этот участок расположен против параллельно идущих следов прицветного листа. На одном уровне поперечного среза через ложе видно, что соседние цветки находятся на разной высоте. Более крупные синтетические проводящие пучки идут к периферии корзинки, соединяясь с синтетическими пучками соседних цветков, они в конце концов присоединяются к пучкам листочков обвертки. С ростом соцветия увеличиваются воздухоносные ходы в сердцевине ложа корзинки и в мезофилле с адаксиальной стороны листочков обвертки и прицветного листа.

По мере роста семянки рост прицветного листа приостанавливается, он становится тверже, потому что одревесневают оболочки его волокон, находящихся между пучками. До отмирания часть венчика, расположенная над завязью, шарообразно утолщается и зеленеет. Связь венчика с семянкой сохраняется почти до полного созревания плода. Однако в месте соединения с семянкой диаметр основания венчика резко сужается, позже здесь возникает отделительный слой. Такой же слой образуется и в месте присоединения семянки к ложу корзинки. В процессе роста плода изменяется анатомическое строение околоплодника. Нами (Василевская, Дорджиева, 1980) уже были отмечены структуры, способствующие интенсификации газообмена и метаболизма корзинки подсолнечника на ранних этапах ее формирования. В период созревания цветка такой структурой является прицветный лист.

Ход проводящих пучков и аэренхиматизация стенок завязи способствуют тому, что при тесном расположении плодов на ложе соцветия каждый из них получает достаточное количество необходимых для развития питательных веществ и газов.

Известно, что нижняя завязь в разных таксонах возникает различными способами (Замятнин, 1951, и др.), большей частью она образуется в результате срастания цветковых придатков с плодолистиками, значительно реже — в результате обрастания плодолистиков тканью цветоложа. Одним из доказательств аппендикулярной природы нижней завязи Г. А. Комар (1972) считает параллельный ход пучков в ней. Изучение онтогенеза цветка подсолнечника и развития в нем проводящей системы позволяет заключить, что его нижняя завязь образуется путем срастания с плодолистиками околоцветника и тычинок. Нижняя завязь не только обеспечивает лучшую защиту семязачатка, чем верхняя, но благодаря ей происходит и лучшее снабжение семязачатка ассимилятами.

В заключение можно сделать следующие выводы.

Изучение заложения и развития трубчатого и язычкового цветков позволяет уточнить спорные вопросы о природе органов цветка у подсолнечника и подчеркнуть функциональное значение некоторых особенностей их строения. Место расположение паппуса, наличие в нем проводящих пучков подтверждают мнение тех авторов, которые рассматривают паппус как видоизмененную чашечку, считая его гомологом отгиба чашечки. Следы проводящих пучков паппуса, венчика, тычинок и столбика образуют в завязи сильно развитую проводящую систему, обеспечивающую хорошее снабжение семязачатка. Трубчатые и особенно язычковые цветки подсолнечника специализированы для привлечения насеко-

мых: у них яркая окраска, аромат, обусловленный наличием большого числа смоляных ходов и железистых волосков; у трубчатых цветков есть нектарники.

Наличие проводящих пучков, зеленой пластинки и аэренхимы в прицветном листе способствует улучшению питания и газообмена защищаемого им цветка. Судя по строению, большая часть прицветного листа является гомологом основания листа срединной формации и лишь небольшая зеленая пластинка, прикрывающая цветок в фазе бутона, — гомологом пластинки листа.

Аэренхиматизация сердцевины соцветия, адаксиальной стороны листочков обвертки и прицветного листа, а также внутренних тканей стенок завязи способствует интенсификации газообмена, что наряду с хорошо развитой проводящей системой приводит к формированию большого числа плодов.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Савченко М. И. (1949). Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель их происхождения и условий местообитания. Бот. ж., 34, 2. — Александров В. Г., Савченко М. И. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. Тр. Бот. инст. АН СССР, 7, 2. — Василевская В. К., Дорджиева В. И. (1980). Строение корзинки подсолнечника на ранних этапах ее формирования. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3. — Замятнин Б. Н. (1951). Основы морфологической интерпретации нижней завязи. Автореф. канд. дис. Л. — Комар Г. А. (1972). О природе нижней завязи. Бот. ж., 57, 4. — Морозов В. К. (1947). Селекция подсолнечника в СССР. М., Пищепромиздат. — Петрова Л. Р. (1980). Обзор исследований в области анатомии репродуктивных органов покрытосемянных в СССР за последние 10 лет. Бот. ж., 65, 12. — Плотников А. И. (1940). Биология цветения подсолнечника. В кн.: Подсолнечник. Краснодар, Краевое кн. изд. — Поляков П. П. (1967). Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, Наука. — Савченко М. И. (1952). О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных (на примере видов рода *Taraxacum* L.) Тр. Бот. инст. АН СССР, 7, 3. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1952). О природе нижней завязи у сложноцветных. Бюл. МОИП, отд. биол., 57, 4. — Тамамшян С. Г. (1956). К вопросу о происхождении паппуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных). Бот. ж., 41, 5. — Хржановский В. Г. (1976). Курс общей ботаники. М., Высшая школа. — Henderson J. F. (1976). Dictionary of biological terms. Norfolk. — Ramayya N. (1959). Calyx origin of the pappus in some additional *Compositae*. Sci. and Cult., 25, 4.

Ленинградский государственный университет. Получено 27 11 1979.

УДК 581.8 : 581.132 : 582.542.1

С. Е. Дунаева

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОПЕРЕЧНЫХ КЛЕТОК МЕЗОКАРПИЯ ЗЕРНОВКИ *TRITICUM AESTIVUM (POACEAE)*

S. E. DUNAEVA. THE ULTRASTRUCTURE OF TRANSVERSAL CELLS IN *TRITICUM AESTIVUM (POACEAE)* CARYOPSIS MESOCARP

При электронномикроскопическом изучении мезокарпия растущей и созревающей зерновки мягкой пшеницы сорта Siete cerros выявлено различие в структуре продольных и поперечных клеток. В продольных клетках уже в растущей зерновке происходит деструкция содержимого, в то время как поперечные клетки отличаются плотной гиалоплазмой и содержат хорошо развитые органеллы. Их хлоропласты имеют большой размер, сигарообразную форму, хорошо развитую систему тилакоидов, образующих граны, и содержат отдельные зерна крахмала. По мере созревания зерновки большинство продольных клеток полностью разрушается (облитерируется). В поперечных клетках, наоборот, усиливается развитие диктиосом, митохондрий, эндоплазматического ретикулума. На клеточных оболочках образуются вторичное утолщение и поры. Полученные данные позволяют рассматривать поперечные клетки как дифференцирующиеся трахеиды, а их хлоропласты — структурно аналогичными хлоропластам обкладки C_4 растений аспартатного типа.

Перикарпий зерновки, развивающийся из стенки завязи, т. е. органа листового происхождения, имеет наружную эпидерму (экзокарпий), паренхимную ткань (мезокарпий) и внутреннюю эпидерму (эндокарпий). При развитии зер-

новки эти ткани сильно изменяются. Так, клетки мезокарпия разрушаются, растворяются и слипаются в процессе облитерации, который, однако, никогда не затрагивает слоя клеток, прилежащих к эндокарпию. Эти клетки расположены в отличие от остальных поперек длинной оси зерновки, в связи с чем получили название поперечных (Александров, 1966; Эзау, 1980).

В многочисленных работах по анатомии перикарпия отмечено длительное существование в поперечных клетках зеленых пластид, отличающихся от хлоропластов мезофилла листа бо́льшими размерами, более темным цветом и способностью к накоплению большого числа мелких зерен крахмала. Работы последних лет показали, что зеленый слой перикарпия зерновок ячменя и пшеницы выделяет на свету кислород (Nutbeam, Duffus, 1978), причем в качестве преобладающего фермента карбоксилирования имеет ФЭП карбоксилазу, а также другие энзимы C_4 пути фотосинтеза, такие как НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа, пируватфосфатдикиназа, аспартат- и аланинаминотрансферазы (Wirth et al., 1977). Было высказано предположение (Nutbeam, Duffus, 1976), что у ячменя и пшеницы, растений с типичным C_3 фотосинтезом в листьях, в перикарпии зерновок фиксации CO_2 осуществляется по пути C_4 органических кислот.

В связи с отмеченными особенностями физиологии и топографии поперечных клеток их ультраструктура, особенно по сравнению с продольными клетками мезокарпия, представляет значительный интерес. Целью нашей работы было исследование ультратонкой организации мезокарпия зерновки мягкой пшеницы.

Материал и методика

Для того чтобы исследовать ультраструктуру продольных клеток мезокарпия до их облитерации и молодых поперечных клеток, использовали растущие зерновки (достигшие $^1/_2$ и $^2/_3$ окончательной длины). Дальнейшие изменения указанных клеток изучали по мере созревания зерновки, в фазах молочной (ранней и поздней) и восковой спелости. Исследовали мягкую яровую пшеницу сорта Siete cerros.

Для фиксации вырезали кусочки размером 1 мм^2 из боковой части перикарпия в срединной области зерновки. Материал фиксировали в глутаровом альдегиде с последующей обработкой 2% раствором осмиевой кислоты, обезвоживали и заливали в эпон по стандартной методике. Срезы получали на микротоме ЛКБ, контрастировали на сетках раствором лимоннокислого свинца и изучали с помощью электронного микроскопа JEM-7.

При рассмотрении препаратов перикарпия под световым микроскопом использовали зерновки свежие и фиксированные в 70% этаноле. Полученные от руки срезы подкрашивали сафранином.

С целью определения способности хлоропластов поперечных клеток накапливать крахмал использовали перикарпий, отпрепарированный от зерновок, выросших на $^2/_3$ окончательной длины. Плодовые оболочки (перикарпий) от нескольких зерновок помещали в раствор 1% сахарозы на 6, 24 и 48 ч, освещая лампами ДРЛ, создававшими освещенность 9 тыс. лк. Полученный экспериментальный материал был использован для электронномикроскопического изучения.

Результаты исследования

Поперечные клетки растущей зерновки

При светооптическом изучении среза, сделанного поперек зерновки, хорошо различимы все слои перикарпия (рис. 1). Поперечные клетки располагаются под несколькими слоями клеток мезокарпия, среди которых уже начались процессы облитерации. Перерезанные вдоль, поперечные клетки отличаются вытянутой формой.

В перикарпии, снятом с зерновки, хорошо видно, что большинство поперечных клеток слабо вакуолизировано; размеры вакуолей, их форма, топография и число у разных клеток варьируют. Ядра клеток, как правило, веретеновидные, имеют хорошо различимое ядрышко (иногда два) и смещены к клеточной стенке.

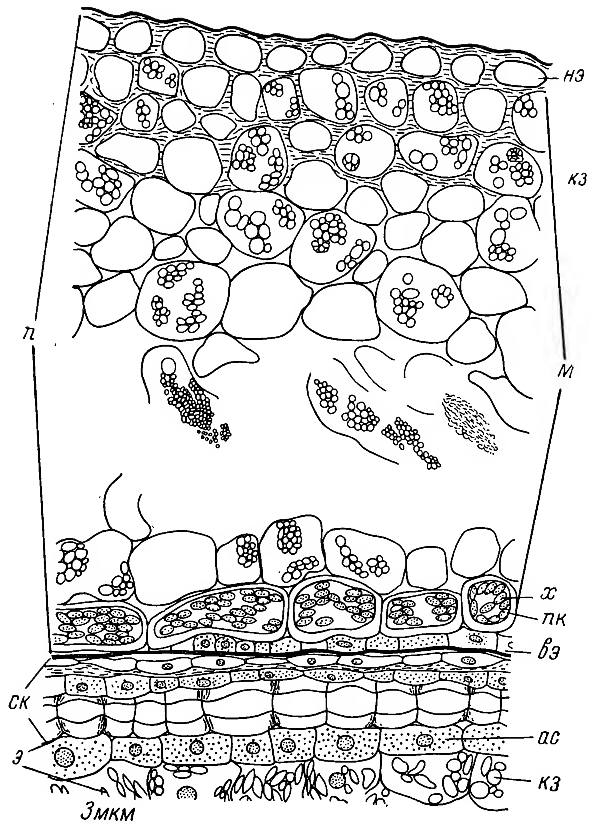


Рис. 1. Поперечный разрез растущей зерновки ($^2/_3$ окончательной длины).

В продольных клетках мезокарпия и в эндосперме отмечены крахмальные зерна (*кз*), в поперечных клетках — хлоропласты (*х*). В мезокарпии видны следы облитерации. Спермодерма также частично облитерирована. Рисовальный аппарат РА-4.
п — перикарпий, *ск* — семенная кожура (спермодерма), *э* — эндосперм, *нэ* — наружная эпидерма, *м* — мезокарпий, *пк* — поперечные клетки, *вэ* — внутренняя эпидерма, *ас* — алейроновый слой эндосперма.

Многочисленные хлоропласты ориентированы в основном вдоль длинной оси клетки. Измерение их параметров показало, что длинная ось хлоропластов составляет 7.85 ± 0.61, короткая — 1.3 ± 0.15 мкм (при n=164, биологическая выборка — три зерновки). Измеренные для сравнения хлоропласты флагового листа (закончившего рост) имели размер 4.4 ± 0.2 мкм по длинной оси и 2.3 ± 0.1 мкм — по короткой (при n=45).

При электронномикроскопическом изучении поперечных клеток (рис. 2, *А* — см. вклейку) их цитоплазма выглядит плотной из-за большого числа в ней рибосом, преимущественно связанных в полисомные цепочки из 3—6 единиц. Наблюдаются цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, в умеренном числе — митохондрии. Последние имеют овальную форму, длину 0.6—0.7 мкм и характеризуются хорошо развитыми кристами. Диктиосомы встречаются редко. Плазмалемма обычно выглядит несколько волнистой. Клеточные стенки тонкие (0.2—0.3 мкм), часто пересекаются плазмодесмами, которые располагаются как одиночно, так и небольшими группами (по 4—5). Вакуоли на срезах клеток встречаются редко. Ядра содержат преимущественно мелкодисперсный хроматин, среди которого находятся глыбки конденсированного. Хлоропласты не имеют в клетке характерного расположения, часто образуют группы. При этом они располагаются в несколько слоев и соприкасаются длинными поверхностями, приобретая «подогнанные» друг к другу очертаниия. Мембранная система хлоропластов хорошо развита и представлена гранами, соединенными межгранными тилакоидами. Последние часто бывают на срезах фрагментированы; это может быть обусловлено тем, что они находятся в разных плоскостях среза (рис. 2, *Б*). Число тилакоидов в гранах составляет 6—15.

Строма хлоропластов довольно плотная, содержит рибосомы и полисомы, а также электроннопрозрачные зоны с фибриллами — зоны ДНК (рис. 2, *В*). Крахмальные зерна, как правило, овальной формы, имеют длину до 1 мкм и занимают обычно не более 50% площади сечения хлоропласта. Пластоглобулы мелкие, немногочисленные. Для многих хлоропластов характерны инвагинации внутренней мембраны оболочки, своеобразные «петли» (рис. 2, *Г*). Последние вдаются в тело хлоропласта, проходят вблизи внутренней мембраны оболочки и повторяют ее контуры на значительном протяжении.

Поперечные клетки развиваются одновременно с облитерацией некоторых прилежащих к ним продольных клеток мезокарпия, продукты распада которых они, вероятно, могут использовать для своего формирования.

Поперечные клетки созревающей (наливающейся) зерновки

Поперечные клетки на боковых частях зерновки в период ее налива сильно удлинены. Ультраструктура их в этот период существенно изменяется (рис. 3 — см. вклейку). Так, на срезе клетки можно наблюдать большее число диктиосом, которые, судя по числу расположенных рядом пузырьков, находятся в состоянии высокой активности (рис. 3, *А*). Пузырьки Гольджи по их размеру и структуре можно разделить на несколько типов: 1) варьирующей величины (0.05—0.2 мкм) с гранулярным содержимым, 2) мелкие с электронноплотным бесструктурным веществом, 3) электроннопрозрачные с гранулой, 4) окаймленные (наблюдаются редко). Сильно развивается эндоплазматический ретикулум, в значительной степени представленный агранулярными элементами. Заметны переходы от этой формы ретикулума к гранулярной с образованием эндоплазматического ретикулума смешанного типа. Наблюдаемый в поперечных клетках агранулярный ретикулум, как известно, не является характерным для большинства растительных клеток и отмечен в основном в ряде тканей секреторного типа. Считают, что он принимает участие в синтезе и транспорте терпеноидов, а также веществ гормонального характера, участвующих в репродуктивных процессах (Васильев, 1977).

Гиалоплазма поперечных клеток в этот период развития зерновки становится менее плотной, большинство имеющихся рибосом объединено в полисомы. Встречаются небольшие липидные капли и включения, которые имеют разную форму, величину и плотность содержимого. Ядра поперечных клеток по структуре аналогичны описанным на предыдущей стадии развития зерновки. Вакуолизация клеток по-прежнему является невысокой, центральная вакуоль, как правило, отсутствует. Плазмалемма имеет извилистый контур, вблизи нее иногда наблюдаются микротрубочки. Клеточные стенки поперечных клеток на этой стадии развития зерновки утолщаются (0.6—0.7 мкм) за счет отложений, образующих слоистую вторичную оболочку (рис. 3, *Б*). Последняя покрывает первичную оболочку неравномерно, образуя поры, не имеющие окаймления. Митохондрии по структуре аналогичны описанным в поперечных клетках растущей зерновки, встречаются часто, располагаются одиночно и группами.

Как можно заметить, ультраструктура органелл поперечных клеток, наблюдаемая в период налива зерновки, указывает на высокий метаболический потенциал этих клеток и придает им сходство с описанными в секреторных тканях (Васильев, 1977). Указанная аналогия является вполне объяснимой, если учесть, что в этот период поперечные клетки секретируют вещества для образования вторичного утолщения клеточной стенки.

Хлоропласты, как правило, располагаются вдоль большой оси клетки, многие из них имеют длину до 10—12, в то время как малая ось составляет 1—2 мкм (рис. 3, *Б*, *В*). Вытянутая форма хлоропласта существенно изменяет его характеристики: значительно увеличивается отношение поверхности хлоропласта к его объему и соответственно усиливается контакт хлоропласта с окружающей гиалоплазмой. Накопление крахмальных зерен в удлиненных и сплюснутых хлоропластах часто приводит к произвольному и сильному изменению их формы. Зерна крахмала располагаются в разных частях хлоропласта, в том числе и в непосредственной близости к его оболочке (рис. 3, *Б*), вследствие чего последняя часто принимает извилистые очертания, способствующие,

вероятно, более интенсивному оттоку в цитоплазму продуктов гидролиза крахмала. Наблюдаются контакты оболочки хлоропласта с тяжами эндоплазматического ретикулума (рис. 3, *А*). При этом ретикулярная мембрана, примыкающая к оболочке хлоропласта, агранулярна, в то время как противоположная, обращенная в гиалоплазму, часто несет рибосомы. Как и на более ранних фазах развития зерновки, у многих хлоропластов отмечены петли внутренней мембраны оболочки. Указанные особенности мембран оболочки описаны в литературе у некоторых пластид. В частности, они отмечены у хлоропластов зародыша липы и лотоса, в связи с чем было высказано мнение об особой роли у этих хлоропластов внешних мембран (Жукова, 1972).

Число тилакоидов в гранах хлоропластов сильно варьирует и составляет 5—20, иногда доходит до 40. В последнем случае граны заполняют пространство по короткой оси хлоропласта от одной его стенки до другой. Сильная вариабельность числа тилакоидов в гранах, возможно, связана с их разрушением и последующим образованием, происходящими в связи с интенсивными синтезом и гидролизом в этих хлоропластах крахмальных зерен. Это можно предположить в связи с тем, что в хлоропластах разных и даже одних и тех же клеток наблюдается сильно различающееся число крахмальных зерен. В отдельных пластидах отмечено наличие элементов периферического ретикулума (рис. 2, *Б* и 3, *Б*). Строма хлоропластов более плотная, чем окружающая гиалоплазма. В строме видны крахмальные зерна и в небольшом числе — мелкие пластоглобулы. Такая структура хлоропластов целым рядом черт отличается от типичной структуры хлоропластов мезофилла листа. Необходимо также отметить, что в поперечных клетках очень редко наблюдаются пероксисомы, которые в хлоренхиме листьев являются характерной и обязательной структурой.

На более поздних стадиях развития зерновки (поздняя молочная и начальная восковая спелость) в поперечных клетках происходит деструкция протопласта, сопровождающаяся образованием автофагических вакуолей. Во многих клетках присутствует центральная вакуоль. При этом хлоропласты образуют группы и располагаются в вершинах клетки. Они плотно прилегают друг к другу и в меньшей степени по сравнению с другими структурами подвергаются процессу разрушения (рис. 4 — см. вклейку). Оболочки большинства клеток сильно утолщены (иногда до 4 мкм). На более продвинутых этапах деструкции клетки становятся полыми и похожими на мертвые трахеальные элементы.

В отличие от поперечных продольные клетки уже в растущей зерновке находятся на разных стадиях деструкции. На более ранних ее стадиях продольные клетки содержат большое число хлоропластов с мелкими редко расположенными гранами и крахмальными зернами, составляющими от 50 до 80% площади сечения пластиды (рис. 5 — см. вклейку). При дальнейшей деградации клетки хлоропласты теряют остатки внутренней мембранной системы и превращаются в амилопласты (рис. 6 — см. вклейку), которые подвергаются литическому действию вакуоли, либо разрушаются в цитоплазме, теряя ограничивающую оболочку.

Таким образом, при сравнении ультраструктуры поперечных и продольных клеток мезокарпия на разных фазах развития зерновки выявилось, что они развиваются не синхронно, а их хлоропласты различаются по степени развития внутренних мембран и окончательной дифференцировке. Кроме того, у продольных клеток в отличие от поперечных процесс жизнедеятельности, по-видимому, на любой стадии развития клетки может быть прерван облитерацией.

Встает вопрос о том, могут ли хлоропласты поперечных клеток в случае обильного снабжения их сахарозой превратиться в амилопласты подобно пластидам продольных клеток? Для выяснения этого был поставлен эксперимент (см. раздел «Материал и методика»). Электронномикроскопические данные показали, что хлоропласты поперечных клеток в условиях проведенных опытов иногда увеличивали размеры крахмальных зерен, но незначительно, сохраняя хорошо развитую мембранную систему. Полученный факт указывает на возможность существования функциональных различий между хлоропластами продольных и поперечных клеток.

Обсуждение результатов

Многие аспекты анатомии зерновки на уровне световой микроскопии изучены достаточно подробно (Александров, 1937; Эзау, 1980), на основании чего высказаны некоторые предположения о функции перикарпия. Так, в связи с тем, что оболочки клеток перикарпия испытывают одревеснение, имеют вторичное утолщение и щелевидные поры, эти клетки относятся к гидроцитам— трахеидоподобным элементам (Александров, 1936; Алявдина, 1939а, б). Способность клеток перикарпия в период налива зерновки к скользящему росту также характеризует их как трахеиды. Проведенное в настоящей работе электронномикроскопическое изучение поперечных клеток показывает, что их ультраструктура и характер ее изменения, наблюдаемые в процессе развития, являются аналогичными тем, которые описаны для дифференцирующихся трахеальных элементов в первичной ксилеме (Гамалей, 1972). Таким образом, поперечные клетки после дифференциации можно рассматривать, по-видимому, как примитивно устроенную водопроводящую систему, состоящую из трахеид.

Известно, что дифференциация меристематических клеток в трахеиды происходит обычно в течение нескольких часов (Гамалей, 1972). Как видно из полученного материала, перестройка в трахеиды поперечных клеток длится весь период налива зерновки (несколько недель). Можно предположить, что идущая столь длительное время дифференциация обусловлена участием поперечных клеток в наливе зерновки. Однако преобразование поперечных клеток в трахеиды исключает проведение ими ассимилятов в эндосперм. Ассимиляты проникают в эндосперм через ткани нуцеллуса и халазы (Frazier, Appalanaidu, 1965). Поскольку поперечные клетки становятся трахеидами в уже созревшей зерновке, то и проведение воды они не могут осуществлять в период налива зерновки, а функционируют как трахеиды, по-видимому, при ее прорастании. На основе сказанного можно предположить, что сохранение живого протопласта поперечными клетками на протяжении всего периода налива зерновки может быть связано с осуществлением ими в это время какой-то иной функции.

В отличие от дифференциации трахеид других тканей и органов поперечные клетки содержат многочисленные хорошо развитые хлоропласты. Возможно, физиологическая необходимость функционирования этих хлоропластов в течение всего налива зерновки и определяет тот факт, что процесс дифференциации поперечных клеток в трахеиды длится на протяжении всего этого периода.

В. Г. Александров и его сотрудники отметили аналогию в размерах, форме и окраске хлоропластов поперечных клеток перикарпия зерновки и хлоропластов клеток обкладки сосудистых пучков листьев, имеющих кранц-тип анатомию, хлоропластов феллодермы в коре молодых стеблей, а также хлоропластов внутренней эпидермы перикарпия бобовых. Они полагают, что пластиды этих тканей в силу глубокого залегания последних в органе не выполняют типичной для хлоропластов мезофилла листа функции фотосинтеза, а участвуют в накоплении и передаче энергопластических веществ в расположенные рядом гетеротрофные ткани (Александров и др., 1947).

Наличие фотосинтеза у отделенного зеленого слоя перикарпия показано в настоящее время прямыми измерениями Nutbeam и Duffus (1978), однако эти авторы не обсуждают вопроса о функционировании хлоропластов поперечных клеток в интактной зерновке в условиях затрудненного доступа к ним атмосферной углекислоты. Это затрудненное поступление атмосферной углекислоты к поперечным клеткам вызвано отсутствием устьиц на значительной части экзокарпия. Кроме того, облитерированные слои мезокарпия, отделяющие поперечные клетки от наружной эпидермы, оказывают значительное сопротивление продвижению атмосферной углекислоты, если ее незначительное количество и проникает через эпидерму.

Существует представление (Jennings, Morton, 1963), что фотосинтез хлоропластов в поперечных клетках зерновки может происходить на основе рефиксации углекислоты, выделяющейся в процессе интенсивного дыхания эндосперма. Известно, что концентрация углекислоты внутри плодов сильно повышается вследствие их дыхания. Так, например, внутри плодов люпина при их освещении CO_2 составляет 1.5%, что в 50 раз превышает ее содержание в атмосфер-

ном воздухе (Atkins, Flinn, 1978). При повышенной концентрации углекислоты внутри зерновки она может более легко преодолеть барьер в виде облитерированной семенной кожуры, разделяющей эндосперм и перикарпий. Анатомические данные указывают на наличие в перикарпии зерновки пшеницы больших межклетных пространств, образуемых клетками эндокарпия, что также создает благоприятные условия для аккумулирования углекислоты, выделяемой эндоспермом, в непосредственной близости к поперечным клеткам. Таким образом, логично предположить функциональную «кооперацию» хлоропластов поперечных клеток и эндосперма, которая заключается в том, что в хлоропластах используется на фотосинтез углекислота дыхания эндосперма, который в свою очередь получает от хлоропластов кислород и, вероятно, продукты их фотосинтетической деятельности. Есть данные о рефиксации углекислоты дыхания эндосперма и ее участии в наливе зерна в колосе пшеницы (Kriedemann, 1966), а также данные о рефиксации углекислоты дыхания в зеленых покровах соевых бобов (Sambo et al., 1977).

В результате исследования мы обнаружили, что хлоропласты поперечных клеток мезокарпия структурно отличаются от типичных хлоропластов мезофилла листа. Хлоропласты поперечных клеток более удлиненные, имеют сигарообразную форму на срезе, фрагментарную структуру межгранных тилакоидов, содержат элементы периферического ретикулума и обладают повышенной способностью к накоплению крахмала. Эти свойства хлоропластов поперечных клеток делают их структурно похожими на хлоропласты паренхимной обкладки листьев C_4 растений аспартатного типа (Дунаева, 1971). Это сходство может иметь место в связи с осуществлением хлоропластами поперечных клеток процесса фотосинтеза в условиях пониженной освещенности, при наличии у них повышенной по сравнению с хлоропластами мезофилла функции крахмалообразования, а также при использовании для фотосинтеза субстратов, отличных от атмосферной углекислоты.

Таким образом, полученные нами результаты и данные литературы показывают, что поперечные клетки мезокарпия наряду с преобразованием в трахеиды выполняют функцию реассимиляции углекислоты дыхания эндосперма, используя при этом специализированные хлоропласты.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность сотруднику отдела цитологии и анатомии ВИР Л. Л. Жестяниковой за помощь при изучении анатомии зерновки и сотрудникам лаборатории морфологии и анатомии БИНа за ценные замечания при чтении рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1936). Анатомия зерна пшеницы. Тр. по прикл. ботанике, сер. 5-А, Пшеница. — Александров В. Г. (1937). О строении покровов зерновки злака. Бот. ж., 22, 4. — Александров В. Г. (1966). Анатомия растений. М., Высшая школа. — Александров В. Г., Яковлев М. С., Климочкина Л. В. (1947). О специфичности и направленности деятельности пластид в растениях. Бот. ж., 32, 4. — Алявдина А. А. (1939а). Анатомическое строение покровов зерновки *Triticum vulgare* var. *lutescens* Al. Бюл. МОИП, отд. биол., 48, 5—6. — Алявдина А. А. (1939б). Наружные покровы зерновки пшениц как проводящая система. ДАН СССР, 25, 6. — Васильев А. А. (1977). Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., Наука. Гамалей Ю. В. (1972). Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л., Наука. — Дунаева С. Е. (1971). Ультраструктура хлоропластов растений, различающихся первичными продуктами фотосинтеза. Автореф. канд. дис. Л. — Жукова Г. Я. (1972). О форме хлоропластов зародыша некоторых видов покрытосеменных и ее значении. Бот. ж., 57, 3. — Эзау К. (1980). Анатомия семенных растений. М., Мир. — Atkins G. A., Flinn A. M. (1978). Carbon dioxide fixation in the carbon economy of developing seed of *Lupinus albus*. Plant Physiol., 42, 8. — Frazier J. C., Appalanaidu B. (1965). The wheat grain during development with reference to nature location and role of its translocatory tissues. Amer. J. Bot., 52, 2. — Jennings A. C., Morton R. K. (1963). Changes in carbohydrate, protein and nonprotein nitrogenous compounds of developing wheat grain. Austr. J. Biol. Sci., 16, 2. — Kriedemann P. (1966). The photosynthetic activity of the wheat ear. Ann. Bot., 30, 119. — Nutbeam. A. R. Duffus C. M. (1976). Evidence for C_4 photosynthesis in barley pericarp green layer of immature cereal grains. Biochim. Biophys. Res. Comm., 70, 4. — Nutbeam A. R., Duffus C. M. (1978). Oxygen exchange in the pericarp tissue. Pl. Physiol., 62, 3. — Sambo E. J., Moorby J., Miltorp E. L. (1977). Photosynthesis and respiration of developing soybean pods. Austral. J. Plant Physiol., 4, 5. —

W i r t h E., K e e l y G. J., F i s c h b e c k G., L a t z k o E. (1977). Ensyme activities and products of CO_2 fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 82, 1.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 14 IV 1980.

УДК 581.331.2 : 551.782.1 (4)

Е. Н. Ананова

ПЫЛЬЦА *DISANTHUS (HAMAMELIDACEAE)* В МИОЦЕНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

E. N. A N A N O V A. THE POLLEN OF *DISANTHUS* (*HAMAMELIDACEAE*) IN THE MIOCENE OF THE EASTERN EUROPE

Приведено описание ископаемого вида рода *Disanthus* и его вариации на основании 16 пыльцевых зерен, найденных в миоценовых отложениях (нижний миоцен-верхний сармат) различных районов Восточной Европы. Сообщаются сведения о находках в Евразии данного рода по другим растительным остаткам: листьям и плодам.

В настоящее время род *Disanthus* Maxim. является монотипным. Вид *D. cercidifolia* Maxim. обитает в Японии по скалистым горам на высоте до 1000 м над ур. м. Это кустарник высотой от 2.5 до 4.0 м. В 1938 г. растение рода *Disanthus* было обнаружено также в Центральном Китае, в провинции Хуань, и отнесено к тому же виду, но выделено в отдельную вариацию *D. cercidifolia* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang.

История рода *Disanthus* еще слабо изучена, но ископаемые остатки свидетельствуют о длительном его существовании и широком ареале в прошлом. Сведения об ископаемых находках *Disanthus* получены в основном лишь за последние 10 лет по отпечаткам листьев и плодам.

Впервые род *Disanthus* был определен по отпечаткам листьев в составе палеогеновой флоры о. Хоккайдо (Tanai, 1967) и описан T. Tanai как *D. nipponicus* Tanai. Важно отметить, что в составе этой флоры принимают участие и другие роды гамамелидовых, но особенно интересно наличие *Parrotia*, которая ныне не произрастает в Восточной Азии, но сохранилась в юго-восточной части Ленкоранской низменности и Северном Иране. Вид *Disanthus* был также определен в нижнеолигоценовых отложениях Венгрии (Andteánszky, 1968). Позднее к роду *Disanthus* (?) были отнесены отпечатки листьев из отложений, принадлежащих верхней части рарыткинской свиты (верхний мел, коньяк) в Корякско-Анадырской области (Василевская, Абрамова, 1974). Авторы выделили новый вид *D.* (?) *longipetiolatus*, который, по их мнению, очень близок *D. nipponicus* Tanai и современному виду *D. cercidifolia* Maxim.

Ископаемые плоды рода *Disanthus* известны из Баварии (ФРГ). Они найдены H. Gregor (1978) в верхнем угольном пласте среднемиоценового возраста в открытой шахте в 30 км к северу от г. Мюнхена. Здесь Gregor выделил богатую «мастиксиевую» флору, в состав которой входят и такие роды, как *Parrotia*, *Corylopsis* и *Disanthus*. Последний был описан автором как *D. bavaricus* Gregor. Сведения об ископаемой пыльце рода *Disanthus* ограничиваются упоминанием о новом виде *D. kuprianovae* Anan. в составе среднемиоценовой флоры Окско-Донской равнины (Ананова, Тарасевич, 1977).

Ископаемая пыльца рода *Disanthus* была найдена мной в отложениях раннего, среднего и позднего миоцена в разных районах Восточной Европы. Впервые в числе 12 пыльцевых зерен она была обнаружена еще в 1969 г. в нижнемиоценовых отложениях серых глин, вскрывающихся в основании обнажения в балке Развилистой у дер. Новоольховки и среднемиоценовых отложениях темноцветных глин в обнажении у с. Гурова в пределах Медведицко-Хоперского

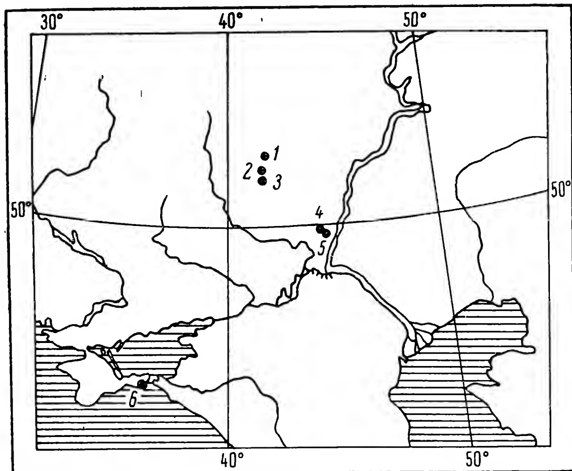


Рис. 1. Местонахождения ископаемой пыльцы рода *Disanthus*.

1 — с. Старое Грязное, каменнобродские слои, нижний миоцен; *2* — с. Жердевка, уваровские слои, средний миоцен (чокрак?); *3* — с. Бурнак, каменнобродские слои, нижний миоцен; *4* — дер. Новоольховка, нижний миоцен; *5* — с. Гурово, средний миоцен, конкский горизонт; *6* — мыс Коп-Такыл, верхний сармат.

междуречья (рис. 1, *4*, *5*). Единичные пыльцевые зерна были обнаружены мной и севернее (рис. 1, *1*, *3*). Позднее В. Ф. Тарасевич нашла одно пыльцевое зерно в отложениях нижней части ламкинской свиты (рис. 1, *2*), выполняющей погребенную долину в пределах Окско-Донской равнины. Оно ничем не отличалось от уже описанных мной пыльцевых зерен вида *D. kuprianovae* Anan., поэтому и было отнесено к пыльце данного вида (Ананова, Тарасевич, 1977). В последние годы единичные пыльцевые зерна рода *Disanthus* были найдены мной в верхнесарматских отложениях в разрезе Коп-Такыл-1 на Керченском п-ве (рис. 1, *6*). Все обнаруженные пыльцевые зерна характеризуются морфологическими признаками, позволяющими отнести их к одному виду и одной вариации. Ниже приводится описание вида. Хотелось бы отметить, что определению принадлежности ископаемой пыльцы к роду *Disanthus* способствовало наличие монографической обработки пыльцы семейства гамамелидовых, выполненной Чжан Цзинь-танем (1964) под руководством Л. А. Куприяновой.

Выражаю признательность Ю. И. Иосифовой и Л. С. Белокрысу за предоставленные для исследования образцы пород.

Описание ископаемой пыльцы

Материалом для описания ископаемого вида послужили 16 пыльцевых зерен, найденных в миоценовых отложениях Медведицко-Хоперского междуречья, Окско-Донской равнины и Керченского п-ва (рис. 1).

Семейство *Hamamelidaceae*
Род *Disanthus* Maxim. 1866
Disanthus kuprianovae Ananova sp. nov.
(рис. 2, *1—6* — см. вклейку)

Голотип: рис. 2, *1—6*, препарат 1797/6, обнажение Коп-Такыл-1, Керченской п-ов, Крым, верхний сармат. Паратипы: рис. 2, *2—5*, препараты 1925/5 и 1925/4, обнажение у дер. Новоольховки, бассейн р. Иловли, Медведицко-Хоперское междуречье, нижний (средний ?) миоцен.

Описание. Пыльцевые зерна трехбороздные, широкоэллипсоидальные. В полярной проекции округлые, диам. 27.2—31.2 мкм. Три меридиональные борозды (шириной в экваториальной части 6.0—7.0 мкм) глубоко рассекают пыльцевое зерно и постепенно сужаются до полного выклинивания, не достигая полюсов. Апокольпиум 6.3—7.4 мкм. Борозды имеют отчетливо выраженный оперкулум в виде меридионально вытянутой полоски шириной на экваторе 2.3—3.4 мкм, сужающийся к концам борозд до полного выклинивания. Мезокольпиум шириной 19.1—22.0 мкм. Экзина двухслойная, толщиной 2.1—2.3 мкм, к бороздам слегка утончается, хорошо видны столбиковый и подстилающий слои. Столбики (колумеллы) заканчиваются более или менее округлыми головками, образуя в плане сетчатый узор скульптуры, головки столбиков не соприкасаются друг с другом. Оперкулум имеет неясно выраженный рисунок скульптуры.

Изменчивость. Наблюдаются колебания лишь общих размеров пыльцевых зерен в пределах 4 мкм и соответственно размеров ширины борозд и оперкулума.

Сравнение. Описания ископаемой пыльцы рода *Disanthus* в литературе не известны, однако, судя по рисунку, возможно, что пыльцевое зерно, выделенное М. А. Седовой из олигоценовых отложений Южного Приморья в качестве «неопределенной формы» (Седова, 1956, табл. VIII, фиг. 5), относится к тому же роду и виду, что и наши формы. Не исключено, что пыльцевое зерно, найденное в бурых углях Каталинбайи (Венгрия) и определенное P. Simoncsics (1959, табл. IV, фиг. 45) как *Tricolporopollenites* ssp. *laesus* (? *Cupuliferae*), также принадлежит роду *Disanthus*, но отсутствие описания и недостаточно отчетливая микрофотография не позволяют выйти за рамки предположения. Стратиграфическое положение бурых углей определяется венгерскими геологами как пограничное между бурдигалом и гельветом.

Результаты сравнения с пыльцой современных растений дают возможность довольно уверенно отнести описанные нами формы к роду *Disanthus*.

Морфология пыльцы семейства гамамелидовых детально изучена (Чжан Цзинь-тань, 1964). Среди современных гамамелидовых наличие подобного ископаемым формам оперкулума, всегда сохраняющегося у пыльцевых зерен после их обработки ацетолизным методом, является характерным признаком рода *Disanthus*, что, по Чжан Цзинь-таню, и отличает его от других родов гамамелидовых. Правда, судя по микрофотографиям (Чжан Цзинь-тань, 1964, табл. VII и VIII), тонкий оперкулум сохраняется и у некоторых видов рода *Corylopsis*, однако по комплексу признаков описанные формы гораздо ближе к роду *Disanthus*.

Так же, как и другие палеоботаники, я вижу достаточно большое сходство описанного мной вида с пыльцой современного вида *Disanthus cercidifolia* Maxim., но все же их отождествление представляется преждевременным. Целесообразность этого может быть доказана лишь в результате ревизии всех ископаемых остатков.

Геологическое и географическое распространение. Каменнобродские слои (N_1^1) и низы уваровских слоев (N_1^2) Окско-Донской равнины, глины в основании обнажения у дер. Новоольховки в балке Развилистой (N_1^1?) Медведицко-Хоперского междуречья и верхнесарматские ($N_1^2S_3$) отложения Керченского п-ва.

Примечание. Кроме пыльцевых зерен, выделенных нами в качестве ископаемого вида *Disanthus kuprianovae*, в тех же отложениях Окско-Донской равнины и Медведицко-Хоперского междуречья встречаются пыльцевые зерна, очень близкие по сумме морфологических признаков, но почти вдвое мельче по всем биометрическим данным. Мы бы, вероятно, ограничились этим примечанием, если бы не тот факт, что пыльца китайской расы современного вида отличается от японской, по Чжан Цзинь-таню, теми же признаками. В связи с этим миниатюрные пыльцевые зерна рода *Disanthus* выделены нами в качестве вариации, описание которой приводится ниже.

Disanthus kuprianovae Ananova var. *minor* Ananova
(Рис. 2, *7—9*)

Голотип. рис. 2, *7—9*, скв. 72, глубина 95 м, с. Жердевка, уваровские слои ламкинской свиты, средний миоцен, Окско-Донская равнина.

Описание. Пыльцевые зерна в полярной проекции в очертании округлые, диаметр 18.1—21.2 мкм. Борозды шириной 1.5—2.3, апокольпиум 3.2—4.2, мезокольпиум 12.6—14.0 мкм; экзина толщиной 1.9—2.1 мкм, строение ее такое же, как у описанного выше вида. Скульптура неясно мелкосетчатая, размеры ячей менее 1.0 мкм. Цвет светло-зеленоватый. Встречаются только в полярной проекции.

Сравнение. От пыльцы описанного выше вида отличается мелкими размерами экваториального диаметра и более мелкими размерами всех других параметров. Сопоставление биометрических данных (в мкм) приводится в таблице.

Вид	Экваториальный диаметр	Ширина борозды	Ширина оперкулума	Ширина мезокольпиума	Толщина экзины	Апокольпиум
Disanthus kuprianovae	27.0—31.2	5.8—6.3	2.3—3.4	19—1—22.0	2.1—2.3	6.3—7.4
D. kuprianovae var. *minor*	18.1—21.2	3.8—4.2	1.5—2.3	12.6—14.0	1.9—2.1	3.2—4.2

Эти мелкие пыльцевые зерна по биометрическим данным близки к *D. cercidifolia* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang (Чжан Цзинь-тань, 1964).

В заключении можно сделать следующие выводы.

1. Палеоботанические данные (отпечатки листьев, семена и пыльца) свидетельствуют о широком ареале роде *Disanthus* в геологическом прошлом в пределах Евразии.

2. Появление рода *Disanthus*, судя по находкам отпечатков листьев, в Корякско-Анадырской области относится к позднемеловому времени.

3. Род *Disanthus* известен также в палеогене Восточной Азии (Приморский край, Япония), но более широкое распространение он имел в раннем и начале среднего миоцена, о чем говорят находки пыльцы и семян в ФРГ, Венгрии, в СССР (в Окско-Донской равнине и Волжско-Хоперском междуречье).

4. В конце позднего миоцена или еще ранее ареал рода *Disanthus* сильно сократился и представители его сохранились лишь в более южных районах в Крыму и, вероятно, в Закавказье (хотя ископаемые остатки его в Закавказье пока не известны).

5. Вне зависимости от органа растения, по которому определялся род и описывался вид под тем или иным наименованием, все палеоботаники отмечают сходство ископаемого и современного видов рода *Disanthus*.

6. Современный вид *D. cercidifolia* Maxim. в свете палеоботанических данных является реликтовым растением, сохранившимся лишь в Восточной Азии (Япония, Китай).

7. На основании находок ископаемой пыльцы в разновозрастных отложениях Восточной Европы описан вид *D. kuprianovae*. Род *Disanthus* найден по пыльце впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н., Тарасевич В. Ф. (1977). Палинологическое обоснование возраста ламкинской и горелкинской свит Окско-Донской равнины. В кн.: Миоцен Окско-Донской равнины. М., Недра. — Василевская Н. Д., Абрамова Л. Н. (1974). Флористические комплексы верхнемеловых отложений Корякско-Анадырской области. В кн.: Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л., НИИ геологии Арктики. — Седова М. А. (1956). Краткое описание спор и пыльцы из олигоценовых отложений Южного Приморья. В кн.: Атлас олигоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. Л., Госгеолтехиздат. — Чжан Цзинь-тань. (1964). Морфология пыльцы семейства *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1. Флора и систематика высших растений, 13. Л. — Andreánszky G. (1968). Neue und interessante tertiäre Pflanzenarten aus Ungarn. VI. Acta Bot. Ac. Sci. Hung., 14, 3—4. — Gregor H. J. (1978). Die miozänen Frucht- und Samenfloren der oberpfältzer Braunkohle. I. Funde aus den santigen Zwischenmitteln. Palaeontographica, B, 167, 1—3. — Simoncsics P. (1959). Palynologische Untersuchungen an der miozänen Braunkohle des Salgotarjaner Kohlenreviers. Acta Biol., Nov. ser., 5, 3—4. Szeged (Hungaria). — Tanai T. (1967). On the *Hamamelidaceae* from the palaeogene of Hokkaido. Japan. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, 66.

Ленинградский государственный университет. Получено 7 III 1980.

УДК 575.321 : 582.998

Г. П. Кашеваров, А. С. Антонов

АНАЛИЗ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *ACHILLEA (ASTERACEAE)* МЕТОДОМ ГИБРИДИЗАЦИИ ДНК

G. P. KASHEVAROV, A. S. ANTONOV. THE ANALYSIS OF THE PHYLOGENETIC RELATEDNESS IN THE CLOSELY RELATED SPECIES OF THE GENUS *ACHILLEA* (*ASTERACEAE*) BY THE METHOD OF DNA HYBRIDIZATION

Филогенетические связи видов рода *Achillea* анализируются на основании данных сравнительного исследования их ДНК. Показана перспективность использования метода гибридизации ДНК для решения вопросов эквивалентности таксонов высших растений и уточнения филогенетических связей между ними.

Поскольку особенности организации геномов высших растений находят прямое отражение в химическом составе и строении их ДНК, установление степени подобия или отличия в молекулярной организации этих высокомолекулярных соединений несомненно имеет таксономическую ценность, открывает большие возможности для решения многих проблем систематики и эволюции высших растений (Белозерский, 1973; Антонов, 1974; Ситник и др., 1978). Если ранее из-за методических ограничений геносистематики занимались в основном проблемами макросистематики, то в настоящее время стало возможным изучение и микроэволюционных процессов, структуры геномов у таксонов ранга вида и внутривидовых группировок.

В последние годы наши знания о структуре генома высших растений значительно возросли (Flavell et al., 1977; Zimmermann, Goldberg, 1977; Kiper, Herzfeld, 1978; Rimpau et al., 1978), пополнился методический арсенал геносистематики (Commerford, 1971; Rice, 1972; Britten et al., 1974), что позволило перейти от опытов на хорошо изученных систематиками объектах (Слюсаренко и др., 1973; Шнеер, Антонов, 1975; Янева, Антонов, 1977) к практической работе с более сложными в таксономическом отношении группами высших растений (Belford, Thompson, 1977; Stein, Thompson, 1977; Stein et al., 1979; Вальехо-Роман и др., 1979; Кашеваров и др., 1979). Изучение ДНК растений рода *Achillea*, включающего в основном эволюционно молодые виды, представляет большой интерес. Кроме того, в этом роде много полиплоидных видов (Ehrendorfer, 1951—1952, 1953, 1959; Андрощук, 1978; Андрощук и др., 1978, 1979), изучение эволюции которых и соответственно роли полиплоидии в эволюции ДНК цветковых растений представлялось нам весьма важным. Значительный полиморфизм видов рода *Achillea*, возможно, находит свое отражение в том, что в настоящее время среди систематиков нет единства в понимании эволюционных взаимоотношений видов в этом роде. Например, *A. birjuczensis* Klok. К. С. Афанасьев (1961) переводит в синоним A. *micrantha* Willd. *A. micranthoides* Klok. Афанасьев (1961) и Е. М. Кондратюк (1962) трактуют как отдельный вид, а I. Richardson (1976) приводит его в качестве синонима *A. biebersteinii* Afan. М. И. Котов (1965) не признает самостоятельности видов *A. inundata* Kondr. и *A. euxina* Klok. и включает их соответственно в виды *A. millefolium* L. и *A. pannonica* Scheele. Во «Флоре УРСР» представлен ряд *Ptarmica* Mill., виды которого во «Флоре СССР» отнесены в секцию *Ptarmica* (Mill.) Koch рода *Achillea*. Это свидетельствует о том, что классические методы систематики не всегда позволяют на основании фенотипических признаков объективно оценить степень филогенетического родства видов, оценить ранг того или иного таксона. В поисках подходов к решению всех этих вопросов мы избрали методы геносистематики.

Материал и методы

Изученные растения. Необходимые для исследования виды родов *Achillea*, *Anthemis*, *Ptarmica*, *Tanacetum* (*Asteraceae*) были собраны на территории Украины в естественных условиях, наиболее характерных для каждого

вида. Определение собранных растений было проведено при любезном участии М. В. Клокова и Л. И. Крицкой. Для выделения ДНК использовали молодые листья. Гербарные образцы изученных растений хранятся в гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Выделение ДНК. Препараты тотальной ДНК были выделены из тканей листьев, измельченных в жидком азоте, с использованием бромистого цетилтриметиламмония в сочетании с хроматографией на гидроксиапатите (Кашеваров, 1979б). Выход ДНК составлял 10—12 мг из 100 г листьев, гиперхромизм — 35—40%, $S^{0}_{20,w}$ =25—30, $E_{260}/E_{280} \approx 2$, $E_{260}/E_{230} \geqslant 2.1$.

Фрагментация ДНК. ДНК фрагментировали озвучиванием на ультразвуковом диспергаторе УЗДН-2. Длину фрагментов определяли центрифугированием в щелочном растворе NaCl (Studier, 1965), она составляла 350—400 нуклеотидов (для однонитчатых фрагментов).

Введение радиоактивной метки в ДНК. Препараты I^{125} меченой ДНК были получены по методу S. Commerford (1971) с небольшими модификациями. Удельная активность меченых препаратов ДНК составляла $3—4 \cdot 10^6$ имп. мин мкг ДНК при эффективности счета 60%. Центрифугирование меченых I^{125} фрагментов ДНК в линейном градиенте щелочной сахарозы показало, что заметная деградация ДНК в процессе мечения не происходит.

Реассоциация ДНК. Реассоциацию (гибридизацию) проводили при соотношении меченой и немеченой ДНК, равном 1 : 2500 (Rice, 1972) при 60° С. Использовался натриево-фосфатный буфер различных концентраций, а также раствор 1 *М* NaCl в 0.01 *М* натриево-фосфатном буфере с 0.001 *М* этилендиаминтетраацетата натрия (ЭДТА) (Angerer et al., 1976). Все приводимые значения c_0t сведены к одним условиям (Britten et al., 1974).[1] Повторяющиеся последовательности гибридизовали до c_0t — 0—1 и 0—100. В опытах с фракцией уникальных последовательностей отжиг инкубационной смеси вели до c_0t 10 000.

Выделение фракций повторяющихся и уникальных последовательностей. Меченые I^{125} фрагменты ДНК *A. setacea* Waldst. et Kit. (2n=18) и *A. taurica* Bieb. (2n=18) последовательно разделены на три фракции: до 1 c_0t, 1—100 c_0t, 100—10 000 c_0t. Полученные значения I^{125} для меченых фрагментов, рассчитанные как по поглощению при 260 нм, так и по метке I^{125}, хорошо сочетались с кривыми кинетики реассоциации немеченых фрагментов ДНК этих же видов. Это показывает, что иодирование не сказывалось на способность меченой ДНК к восстановлению двойной структуры.

Определение процента гомологии и термостабильности гибридных дуплексов ДНК. После отжига гибридные дуплексы отделяли на колонках с гидроксиапатитом и определяли количество гомологичных последовательностей (в процентах) по отношению величин связывания меченой ДНК в гетерологичной и гомологичной реакциях за вычетом самосвязывания.

Выделенные гибридные дуплексы наносили на колонку с гидроксиапатитом и проводили дробную термоэлюцию в диапазоне температур 40—80° С раствором 8 *М* мочевины в 0.2 *М* натриево-фосфатном буфере (pH 6.8) и интервалом 3°. Определяли активность выделенных при термоэлюции фракций и за вычетом самосвязывания строили кривые плавления гибридных дуплексов, которые сравнивали с кривыми плавления гомологичной ДНК. Различия в полученных значениях $T_{пл}$ дуплексов параллельных опытов не превышали 0.1°. Каждое значение процента гомологии и температуры плавления гибридных дуплексов является результатом 4—6 параллельных определений.

Результаты и их обсуждение

Проведенное нами ранее изучение нуклеотидного состава ДНК некоторых видов рода *Achillea* показало, что вариабельность его невелика (Кашеваров, 1979а). Изучение ДНК видов этого рода методом кинетики реассоциации не обнаружило существенных отличий в молекулярной организации их геномов

[1] C_0t — произведение начальной концентрации ДНК (в молях нуклеотидов на 1 л) на время протекания процесса реассоциации (в секундах).

ТАБЛИЦА 1

Гибридизация I^{125}, меченой ДНК *Achillea setacea* (2n=18), с ДНК других видов

Вид	Место сбора	2n	0—1 c_0t				1—100 c_0t				100—10 000 c_0t			
			процент гомологии	$T_{пл}$ гибридных дуплексов	процент нуклеотидных замен	коэффициент дивергенции (КД)	процент гомологии	$T_{пл}$ гибридных дуплексов	процент нуклеотидных замен	коэффициент дивергенции (КД)	процент гомологии	$T_{пл}$ гибридных дуплексов	процент нуклеотидных замен	коэффициент дивергенции (КД)
Achillea setacea	Киевская обл., г. Белая Церковь, дендропарк «Александрия»	18	100±1	56.4	—	—	100±1	55.5	—	—	100±1	58.8	—	—
	Херсонская обл., с. Нововоронцовка	36	102±1	56.2	0.2	8	102±2	55.5	—	—	94±1	58.7	0.1	3
	Одесская обл., Беляевский р-н, с. Алтестово	36	101±1	56.3	0.1	3	100±1	55.4	0.1	2	96±1	58.7	0.1	3
A. millefolium	Киев, Печерский р-н	36	98±1	55.9	0.5	38	99±1	55.2	0.3	23	93±1	58.5	0.3	20
	Москва, ботанический сад МГУ	36	99±1	55.8	0.6	58	98±2	55.2	0.3	24	92±2	58.4	0.4	37
A. inundata	Киев, Ленинградский р-н	54	110±3	55.6	0.8	101	105±2	54.9	0.6	72	101±2	58.1	0.7	96
A. pannonica	Одесская обл., Беляевский р-н, с. Алтестово	72	120±2	55.4	1.0	149	109±2	54.7	0.8	142	101±1	57.7	1.1	246
A. nobilis	Кировоградская обл., Долинский р-н, с. Братолюбовка	18	97±1	55.3	1.1	189	93±2	54.5	1.0	201	91±1	57.6	1.2	285
A. euxina	Херсонская обл., Голопристанский р-н, с. Ивановка	36	98±1	55.5	0.9	120	83±1	54.7	0.8	138	74±2	57.3	1.5	370
A. taurica	Херсонская обл., Бериславский р-н, с. Казацкое	18	91±2	54.9	1.5	—	87±2	54.1	1.4	—	80±1	57.1	1.7	—
A. micrantha	Херсонская обл., г. Новая Каховка	36	89±2	55.1	1.3	—	80±2	54.3	1.2	—	81±2	57.2	1.6	—
A. micranthoides	Херсонская обл., Чаплинский р-н, заповедник «Аскания-Нова»	36	98±3	55.1	1.3	—	88±2	54.3	1.2	—	83±1	56.9	1.9	—
A. birjuczensis	Херсонская обл., окр. г. Геническа, коса Арабатская стрелка	36	93±2	55.5	0.9	—	82±1	54.7	0.8	—	77±2	57.6	1.2	—
A. ochroleuca	Николаевская обл., Николаевский р-н, с. Малая Корениха	18	91±1	53.7	2.7	—	85±1	53.3	2.2	—	67±1	56.0	2.8	—
Ptarmica borysthenica	Киевская обл., Обуховский р-н, с. Плюты	18	78±1	52.7	3.7	—	65±3	53.2	2.3	—	50±2	56.1	2.7	—
Tanacetum odessanum	Одесская обл., Беляевский р-н, с. Протопоповка	—	53±1	53.9	2.5	—	52±1	53.6	1.9	—	40±1	56.6	2.2	—
Anthemis subtinctoria	Там же	—	—	53.5	2.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Гибридизация I^{125}, меченой ДНК *Achillea taurica* (2n=18), с ДНК других видов

Вид	2n	0—1 c_0t			1—100 c_0t			100—10 000 c_0t		
		процент гомологии	$T_{пл}$ гибридных дуплексов	процент нуклеотидных замен	процент гомологии	$T_{пл}$ гибридных дуплексов	процент нуклеотидных замен	процент гомологии	$T_{пл}$ гибридных дуплексов	процент нуклеотидных замен
Achillea taurica	18	100±1	56.9	—	100±1	56.2	—	100±1	59.0	—
A. micrantha	36	78±1	56.1	0.8	81±1	55.0	1.2	87±1	57.3	1.7
A. micranthoides	36	78±1	55.7	1.2	91±1	54.4	1.8	91±1	56.8	2.2
A. birjuczensis	36	75±1	55.6	1.3	91±1	54.4	1.8	91±1	56.9	2.1
A. setacea	18	74±2	55.2	1.7	83±1	54.3	1.9	81±2	57.0	2.0
A. nobilis	18	86±1	55.6	1.3	85±2	54.8	1.4	84±1	56.8	2.2
A. ochroleuca	18	77±1	53.2	3.7	81±1	53.2	2.6	80±1	54.9	4.1
Ptarmica borysthenica	18	41±2	52.7	4.2	61±2	—	—	—	—	—

(Антонов, Кашеваров, 1979). Это позволяет нам в этой работе более определенно трактовать результаты молекулярной гибридизации их ДНК (табл. 1, 2).

Из полученных данных прежде всего видно, что $T_{пл}$ гомологичных дуплексов фракции c_0t 100—10 000 выше, чем фракций 0—1 и 1—100 c_0t (повторяющиеся последовательности). Это свидетельствует о высоком обогащении фракции c_0t 100—10 000 уникальными нуклеотидными последовательностями. Далее даже поверхностный анализ позволяет отметить высокую степень гомологичности ДНК видов рода *Achillea* и их выраженное сходство с ДНК видов родов *Ptarmica*, *Anthemis* и *Tanacetum*.

Определение количества нуклеотидных замен, накопившихся во фракциях повторяющихся и уникальных нуклеотидных последовательностей ДНК изученных видов рода *Achillea*, показало, что скорость дивергентной эволюции различных фракций их ДНК была относительно равномерной. Геномы видов рода *Achillea*, как и других растений, образованы множеством фракций ДНК с разной степенью дивергенции от исходных нуклеотидных последовательностей (см. обзор: Мирошниченко, Антонов, 1980), поэтому полученные данные отражают общую картину дивергенции нуклеотидных последовательностей, входящих в выделенные нами фракции ДНК. Однако необходимо отметить, что у изученных видов рода *Achillea* скорость дивергентной эволюции уникальных нуклеотидных последовательностей ДНК несколько более высока по сравнению с повторяющимися нуклеотидными последовательностями, на что указывают большие различия в процентах как гомологий, так и нуклеотидных замен.

Рассмотрим несколько подробнее результаты сопоставления ДНК группы близкородственных видов, которые характеризуются различными уровнями плоидности: *A. setacea* (2n=18), *A. setacea* (2n=36), *A. millefolium* (2n=36), *A. inundata* (2n=54), *A. pannonica* (2n=72). Анализ термостабильности гибридных молекул, образованных при гибридизации ДНК, показывает возрастание процента нуклеотидных замен с возрастанием уровня плоидности видов. Термостабильность гибридных молекул в конечном счете снижается настолько, что различия между ДНК *A. setacea* (2n=18) и *A. pannonica* (2n=72) оказываются столь же выраженными, как и с ДНК диплоидного вида *A. nobilis* L. (2n=18). Результаты расчета коэффициентов дивергенции (Медников и др., 1977) для этой группы видов хорошо согласуются с результатами определения $T_{пл}$ и подтверждают реальность этих различий. Среди видов секции *Filipendulinae* (DC.) Afan. различия по термостабильности гибридных молекул диплоидного вида *A. taurica* (2n=18) и тетраплоидных видов *A. micranthoides* (2n=36) и *A. birjuczensis* (2n=36) выражены не менее отчетливо, чем у диплоидных видов *A. nobilis* и *A. setacea*. Заметное возрастание процента нуклеотидных замен во всех фракциях ДНК с увеличением уровня плоидности видов говорит о том, что полиплоидия способствует быстрому накоплению замен нуклеотидов в ДНК

и тем самым увеличивает генетическую вариабельность популяций. Мы предполагаем, что вследствие множественности аллелей накапливающиеся в полинуклеотидных цепях мутации находятся под ослабленным давлением отбора, т. е. изменения в структуре ДНК накапливаются с большей скоростью. Эти наши данные полностью согласуются с результатами изучения ДНК видов рода *Seseli* L. (Вальехо-Роман и др., 1979) и рода *Aegilops* L. (Flavell et al., 1979). В опытах с ДНК зонтичных, проведенных в нашей лаборатории, было найдено, что ДНК растений из гексаплоидной популяции *Seseli mucronatum* (Schrenk) M. Pimen. et Sdobnina отличаются от ДНК растений диплоидной популяции того же вида в такой же степени, как и ДНК заведомо разных видов в пределах рода. Английские исследователи нашли, что ДНК из растений полиплоидных популяций *Aegilops crassa* Boiss. (тетраплоидных и гексаплоидных) отличаются от ДНК диплоидного *A. speltoides* Tausch. гораздо более существенно, чем ДНК семи других диплоидных видов этого рода. В свете этих данных становятся понятными и результаты, полученные в нашей лаборатории при гибридизации ДНК пшениц и эгилопсов. Было показано, что ДНК полиплоидных видов пшеницы значительно менее сходны с ДНК диплоидных видов пшеницы, чем ДНК последних с ДНК эгилопсов (Янева, Антонов, 1977). Иными словами, гибридная природа аллотетраплоидных видов не может служить по крайней мере в этом случае объяснением обнаруженных различий в ДНК диплоидных и полиплоидных растений.

Мы хотели бы обратить внимание на высокий уровень гомологии повторяющихся последовательностей ДНК видов рода *Achillea*. Так, для белоцветковых видов полиплоидного ряда *A. setacea* ($2n=18$) доля гомологичных последовательностей в ДНК не ниже 98% (для уникальных 92—93%). В опыте по гибридизации с ДНК *A. inundata* и *A. pannonica* мы наблюдали эффект гипергибридизации, подробно рассмотренный А. Д. Ахундовым и Б. М. Медниковым (1976). В нашем случае он выражен слабо (5—20%) и обусловливающие его различия в доле повторяющихся последовательностей сопоставляемых ДНК могут не находить отражения в кинетике их реассоциации (Антонов, Кашеваров, 1979).

Интересными, на наш взгляд, являются результаты гибридизации ДНК диплоидных и тетраплоидных растений из разных популяций *A. setacea*. В данном случае нам не удалось обнаружить столь явных различий, как в опытах с ДНК видов рода *Seseli* (Вальехо-Роман и др., 1979). С нашей точки зрения, это свидетельствует о малой степени дивергенции изученных популяций *A. setacea*.

Об уровне истинной межвидовой дивергенции ДНК (на примере видов из разных секций рода *Achillea*) говорят результаты гибридизации ДНК диплоидного вида *A. setacea* (секция *Millefolium* (Mill.) Koch.) с ДНК видов *A. micranthoides*, *A. micrantha*, *A. birjuczensis*, *A. taurica* (секция *Filipendulinae* (DC.) Afan.). Как по уровню гомологии, так и по проценту нуклеотидных замен эти виды приблизительно в равной степени отличаются от *A. setacea*.

Данные гибридизации ДНК *A. taurica* с ДНК видов секции *Filipendulinae* (DC.) Afan. (табл. 2) позволили оценить уровень дивергенции геномов в этой группе видов, а также определить степень сходства их ДНК с ДНК *A. setacea*, *A. nobilis*, *A. ochroleuca* Ehrh., *Ptarmica borysthenica* Klok. et Sacalo. Во фракции 0—1 c_0t получен довольно низкий по сравнению с остальными фракциями процент гомологии ДНК. В то же время процент гомологии во фракциях 1—100 и 100—10 000 c_0t выше, чем при гибридизации ДНК видов секции *Filipendulinae* (DC.) Afan. с ДНК *A. setacea*. Это, с нашей точки зрения, может зависеть от специфических особенностей организации ДНК реперного вида. Различия в температурной стабильности гибридных молекул, полученных в прямой и реципрокной гибридизациях ДНК изучаемых видов с ДНК *A. setacea* и *A. taurica*, небольшие.

Среди изученных видов рода *Achillea* особенно резко отличается от всех остальных видов *A. ochroleuca*. В ДНК этого вида, по данным гибридизации с ДНК *A. setacea*, найдено 2.8% замен нуклеотидов в уникальных нуклеотидных последовательностях (c_0t 100—10 000) и соответственно 67% гомологий. При гибридизации с ДНК *A. taurica* вычисленный процент нуклеотидных замен еще выше. Эти различия того же порядка, что и в опытах по межродовой гибри-

дизации (с ДНК *Tanacetum odessanum* (Klok) Tzvel. и *Anthemis subtinctoria* Dobrocz.). Это свидетельствует о том, что вид *Achillea ochroleuca* скорее всего является самостоятельной и древней ветвью эволюции рода *Achillea*. Величины $T_{пл}$, характерные для межродовой гибридизации, получены и в опыте с ДНК *Ptarmica borysthenica*.

В заключение целесообразно сопоставить итоги этого исследования с результатами изучения ДНК цветковых растений других родов, из которого со всей очевидностью следует, что таксоны ранга рода в системе *Angiospermae* не эквивалентны по уровню генотипического родства образующих их видов. Сходство ДНК видов изученного нами рода *Achillea* и близких к нему родов *Anthemis*, *Tanacetum*, *Ptarmica* приблизительно на том же уровне, что и у видов из родов *Triticum* L., *Aegilops* (Янева, Антонов, 1977) и *Allium* L. (Слюсаренко и др., 1973), но значительно больше, чем, например, у видов родов *Iris* L. (Шнеер, Антонов, 1975) и *Lilium* L. (Слюсаренко и др., 1973) или *Lathyrus* L. (Rees, Narayan, 1977). Поэтому нам кажется полезным применять метод гибридизации ДНК для решения спорных вопросов выделения таксонов ранга вида и рода у высших растений. Полученные с его помощью результаты могут быть с успехом использованы для решения вопроса эквивалентности таксонов высших растений и уточнения филогенетических отношений между ними.

ЛИТЕРАТУРА

Андрощук А. Ф. (1978). Частота спонтанных хромосомных аберраций у видов тысячелистника. Цитология и генетика, 12. — Андрощук А. Ф., Клоков М. В., Крицкая Л. И., Костиненко Л. Д. (1979). Тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L. (*Asteraceae*) на Украине. Бот. ж., 64, 3. — Андрощук О. Ф., Костиненко Л. Д., Хмель Н. В. (1978). Вивчення каріотипів у представників роду *Achillea* L. флори УРСР. Укр. бот. ж., 35, 3. — Антонов А. С. (1974). Геносистематика: достижения, проблемы, перспективы. Усп. совр. биол., 77, 2. — Антонов А. С., Кашеваров Г. П. (1979). Сравнительное изучение ДНК некоторых видов тысячелистников. I Всес. совещ. по хемосистематике и эволюционной биохимии высших растений. Тез. докл., М. — Афанасьев К. С. (1961). *Achillea micrantha* Willd., *A. micranthoides* Klok. В кн.: Флора СССР, 26. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ахундов А. Д., Медников Б. М. (1976). Об эффекте гипергибридизации нуклеиновых кислот. Молекул. биол., 10, 6. — Белозерский А. Н. (1973). Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. IV Междунар. биофиз. конгресс. Докл. симп., Пущино. — Вальехо-Роман К. М., Антонов А. С., Пименов М. Г. (1979). Гомологии ДНК зонтичных подсемейства *Apioideae*. ДАН СССР, 245, 4. — Кашеваров Г. П. (1979а). Нуклеотидний склад ДНК деяких видів роду *Achillea* [illegible], Укр. бот. ж., 36, 3. — Кашеваров Г. П. (1979б). Виділення та очищення ДНК рі[illegible]х видів *Achillea* L. Укр. бот. ж., 36, 4. — Кашеваров Г. П., Антонов А. С., Андрощук А. Ф. (1979). Гомологии в ДНК тысячелистников (род *Achillea* L.). IV Всес. симп. Молекулярные механизмы генетических процессов. Тез. докл., М. — Кондратюк Е. М. (1962). *Achillea micranthoides* Klok. В кн.: Флора УРСР, 11. Київ, Вид. АН УРСР. — Котов М. I. (1965). *Achillea millefolium* L., *A. pannonica* Scheele. В кн.: Визначник рослин України. Київ, Урожай. — Медников Б. М., Решетников Ю. С., Шубина Е. А. (1977). Изучение родственных связей сиговых рыб (Coregonidae) методом молекулярной гибридизации ДНК. Зоол. ж., 56, 3. — Мирошниченко Г. П., Антонов А. С. (1980). Молекулярная организация и эволюция структуры ДНК высших растений. В кн.: Молекулярные основы геносистематики. М., Изд. МГУ. — Ситник К. М., Андрощук О. Ф., Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1978). Роль методів та ідей біохімії та молекулярної біології у комплексній розробці проблем філогенетичної систематики (сучасний стан і перспективи). Укр. бот. ж., 35, 3. — Слюсаренко А. Г., Антонов А. С., Белозерский А. Н. (1973). Гомологичные последовательности нуклеотидов в ДНК некоторых лилиецветных. ДАН СССР, 209, 5. — Шнеер В. С., Антонов А. С. (1975). Гомологии в ДНК видов рода *Iris* L. ДАН СССР, 222, 1. — Янева Ю. Н., Антонов А. С. (1977). Изучение степени подобия фракций повторяющихся последовательностей ДНК видов родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. методом молекулярной гибридизации. Генетика, 13, 4. — Angerer R. C., Davidson E. H., Britten R. J. (1976). Single-copy DNA and structural gene sequence relationships among four sea urchin species. Chrom. (Berl.), 56. — Belford H. S., Thompson W. F. (1977). Single-copy DNA sequence comparisons in *Atriplex*. In: Annual Report of Director, Dep. Plant Biol., Carnegie Inst. Wash. Year Book, 76. — Britten R. J., Gragam D. E., Neufeld B. R. (1974). Analysis of repeating DNA by reassociation. In: Methods in enzymology, 29E. N. Y., Acad. Press. — Commerford S. L. (1971). Iodination of nucleic acids in vitro. Biochem., 10, 11. — Ehrendorfer F. (1951—1952). Cytology of hybrids and cytotaxonomic studies in *Achillea*. Carnegie Inst. Wash. Year Book, 51. — Ehrendorfer F. (1953). Sistematische und zytogenetische Untersuchungen an europäichen Rassen des *Achillea millefolium*-komplexes. Osterr. Bot. Zeitschr., 100, 4—5. — Ehrendorfer F. (1959). Differentiation-hybridization cycles and poly-

ploidy in *Achillea*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 24. — Flavell R. B., O'Dell M., Smith D. (1979). Related sequence DNA comparisons between *Triticum* and *Aegilops* species. Heredity, 42, 3. — Flavell R. B., Rimpau J., Smith D. B. (1977). Repeated sequence DNA relationship in four cereal genomes. Chrom. (Berl.), 63. — Kiper M., Herzfeld F. (1978). DNA sequence organizatin in the genome of *Petroselinum sativum* (*Umbelliferae*). Crom. (Berl.), 65. — Rees H., Narayan R. K. J. (1977). Evolutionary DNA variation in *Lathyrus*. In: Chromosomes today, 6. Ed. by A. de la Chapelle and M. Sorza. Amsterdam, Elsevier/North-Hol. Biomed. Press. — Rice N. R. (1972). Change in repeated DNA in evolution. Brookhaven Symp Biol., 23. — Richardson I. B. K. (1976). *Achillea biebersteinii* Afan. Flora Europaea, 4. Cambrige Univ. Press., Cambridge. — Rimpau J., Smith D., Flavell R. (1978). Sequence organisation analysis of the wheat and rye genomes by interspecies DNA—DNA hybridization. J. Mol. Biol., 123, 3. — Stein D. B., Thompson W. F. (1977). Interspecific hybridization of fern DNA. In: Annual Report of Director, Dep. Plant Biol. Carnegie Inst. Wash. Year Book, 76. — Stein D. B., Thompson W. F., Belford H. S. (1979). Studies of DNA sequences in *Osmundaceae*. J. Mol. Evol., 13, 3. — Studier F. W. (1965). Sedimental studies of the size and shape of DNA. J. Mol. Biol., 11, 2. — Zimmermann J. L., Goldberg R. B. (1977). DNA sequence organization in the genome of *Nicotiana tabacum*. Chrom. (Berl.), 59.

Московский государственный университет,
Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 16 VII 1980.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.89 (575.4)

Е. В. Клюйков

НОВЫЙ ВИД РОДА *BUNIUM (UMBELLIFERAE)* ИЗ БАДХЫЗА

E. V. KLJUYKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *BUNIUM* (*UMBELLIFERAE*) FROM BADHYZ

Bunium longilobum Kljuykov sp. nov. — Planta perennis, polycarpica, fere glabra, tuberibus atro-fuscis, globosis, ad 1.2 cm in diam. Caulis 25—40 cm alt., teres, fusco-viridis, a medio vel fere a basi ramosus. Folia radicalia laminis tripinnatisectis, lobis terminalibus ad 12 mm lg. et 1—1.2 mm lt., caulina radicalobus similia, longe petiolata, vaginis non dilatatis, petiolis laminis subaequalibus. Folia caulina superiora laminis ambitu lanceolatis, tripinnatisectis, lobis terminalibus linearibus, ad 5 mm lg. et 0.5 mm lt., in vaginis elongatis, ad 0.8—1.5 cm lg., margine albo-marginulatis insidentibus. Umbellae centrales 10—12- radiatae, radiis post anthesin parum inaequilongis ad 3 cm lg., involucris nullis vel rarius e foliolis 1—2 setaceis brevibus constantibus. Umbellulae 21—28-radiolatae, pedicellis post anthesin tenuibus, paulo inaequilongis, ad 3.5 mm lg., involucelli phyllis 6—8, linearibus, herbaceis, ad 3.2—3.7 mm lg., 0.5 mm lt., margine breviter scabris, pedicellis subaequalibus. Flores calycibus edentatis, petalis albis, subaequalibus, obovatis vel obtriangularibus, emarginatis, 1.1—1.2 mm lg., 1.4—1.5 mm lt., apice attenuatis et incurvis. Stylodia in fructibus immaturis filiformia, reflexa. Fructus immaturi vittis vallecularibus solitariis, commissuralibus binis, maturi ignoti sunt.

T y p u s: Turcomania, Badchyz, jugum Gijas—Gedyk, prope custodiam Rachmatur, 17 V 1975, n° 515, E. V. Kljuykov, J. V. Baranova. In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservatur. Isotypus (MW).

A f f i n i t a s. Species haec *B. hissarico* Korov. similis, sed follis radicalibus lobis terminalibus linearibus ad 12 mm lg. (nec lanceolatis ad 3.5 mm lg.), involucelli phyllis linearibus (nec filiformibus) margine breviter scabris et petalis obovatis vel obtriangularibus (nec ovalibus) differt.

Растение многолетнее, поликарпическое, почти голое, с клубнями темнобурыми, шаровидными, до 1.2 см в диам. Стебель 25—40 см выс., округлый, буровато-зеленый, от середины или почти от основания ветвистый. Прикорневые листья с трижды перисторассеченными пластинками, с конечными долями линейными, до 12 мм дл. и 1—1.2 мм шир.; стеблевые сходные с прикорневыми, с нерасширенными влагалищами, на длинных черешках, почти равных по длине пластинкам. Верхушечные стеблевые листья с пластинками в очертании ланцетными, трижды перисторассеченными, на удлиненных, по краю узко белоокаймленных влагалищах, до 0.8—1.5 см дл., с конечными долями линейными, до 5 мм дл. и 0.5 мм шир. Центральные зонтики 10—12-лучевые, с лучами после отцветания несколько неравными, до 3 см дл.; обертка отсутствует или реже представлена 1—2 щетиновидными короткими листочками. Зонтички 21—28-цветковые, с цветоножками после цветения тонкими, несколько неравными, до 3.5 мм дл.; листочки оберточек в числе 6—8, линейные, травянистые, до 3.2—3.7 мм дл., 0.5 мм шир., по краю короткошероховатые, почти равные по длине цветоножкам. Зубцы чашечки отсутствуют; лепестки белые, более или менее равные, обратнояйцевидные, выемчатые, 1.1—1.2 мм дл., 1.4—1.5 мм шир., с оттянутой и внутрь загнутой верхушкой. Стилодии на

молодых плодах нитевидные, отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Незрелые плоды с одиночными ложбиночными секреторными канальцами и в числе 2 на комиссуральной стороне каждого мерикарпия. Зрелые плоды неизвестны.

Т и п: Туркмения, Бадхыз, хребет Гиез-Гедык, близ заставы Рахматур, 17 V 1975, № 515, Е. В. Клюйков, Ю. В. Баранова.

Р о д с т в о. Данный вид собран однажды в цветущем состоянии и с молодыми плодами. Тем не менее его видовые особенности на этой фазе выявляются довольно четко. Наиболее близок он, по нашему мнению, к виду *B. hissaricum* Korov., который мы понимаем несколько иначе, чем Е. П. Коровин (1950), и относим к нему широко распространенный, но описанный позднее (Коровин, 1975) вид *B. tenuisectum* Korov. Наиболее существенные отличия нашего вида от *B. hissaricum* следующие: прикорневые листья с линейными конечными долями до 12 мм дл. (а не ланцетными до 3.5 мм дл), листочки оберточек линейные (а не нитевидные), по краю короткошероховатые, лепестки обратнояйцевидные (а не овальные).

ЛИТЕРАТУРА

К о р о в и н Е. П. (1950). Род Буниум — *Bunium* L. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — К о р о в и н Е. П. (1975). Новые таксоны семейства зонтичных из Памиро-Алая. (Сообщение 3). Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 3 (60).

Московский государственный университет. Получено 24 X 1980.

УДК 005 : 582.662 (677)

В. П. Бочанцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *HALOTHAMNUS (CHENOPODIACEAE)* ИЗ СОМАЛИ

V. P. B O T S C H A N T Z E V. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HALOTHAMNUS* (*CHENOPODIACEAE*) FROM SOMALI

Halothamnus beckettii Botsch. sp. nov. (sect. Sphragidanthus Iljin ex Botsch.). — Suffrutex ca 25 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis. Ramuli juveniles pilis setaceis squarrosis brevibus sat dense tecti. Folia caulina ad 10 mm longa, basi 2 mm lata, decurrentia, reflexa, anguste triangularia, apice in aculeolum cartilagineum abeuntia, supra concava, subtus nervo medio longitudinaliter elevato percursa, margine et subtus secus nervum pilis setaceis squarrosis brevibus sat dense vestita, utrinque eminentiis parvulis albidis sat dense tecta, glomerulo pilorum tenuium crisporum ex axilla valde prominente praedita. Flores solitarii, dissiti, in inflorescentiam spicatam brevem congesti. Folia floralia caulinis conformia, bracteolis perianthioque longiora. Bracteolae ad 4 mm longae, basi 2 mm latae, reflexae, anguste triangulares, apice aculeolo cartilagineo terminatae, basi dilatatae et hic a lateribus paleaceae, margine pilis setaceis squarrosis brevibus parce obsitae, utrinque eminentiis parvulis albidis dense obtectae, in axilla glomerulo pilorum tenuium crisporum praeditae, perianthio breviores. Perianthii ad 8.5 mm longi, 13 mm lati (alis inclusis) phylla 5, lanceolata, acuta, eminentiis parvulis albidis extus dense obtecta, fructificatione supra alas coriacea, nervo longitudinali manifesto praedita, margine apiceque paleacea, sub alis vix accrescentia, ossificata et aream insertionis planam foveolis 5 praeditia, valliculo ossificato obtuse quingu angularicinctam formant; alae hotizontales paleaceae, fere basales (infra $^4/_5$ longitudinis perianthii evolutae). Stamina 5, filamentis ca 0.8 mm latis, ad 0.4 mm inter se remotis, planis, linearibus, ad antheras sensim angustatis, margini disci hypogyni affixis; antherae perianthio inclusae, 3.2 mm longae, 0.8 mm latae, lineares, ad dimidium partitae, apice appendice solida acutata (0.55 mm longa) praeditae. Discus hypogynus patellaris,

lobis nullis. Pistillum perianthio brevius, ad dimidium partitum. Stigmata 2, sursum sensim dilatata, plana, apice rotundata, dentata. Semina horizontalia. Embryo spiralis.

T y p u s: Somalia. Undulating limestone country with a salty sand mantle, frequent limestone outcrops, 7°58′ N., 49°41′ E., alt. 216 m, 12 XII 1980, n° 702, fr. submat. J. J. Beckett (LE).

Ab omnibus speciebus generis foliis, bracteolis et perianthio eminentiis parvulis albidis dense tectis, foliis bracteolisque apice aculeolo cartilagineo terminatis, perianthio multo longiore necnon alis eius subbasalibus (infra $^4/_5$ longitudinis eius evolutis) optime differt.

D i s t r i b u t i o. Somali.

ЛИТЕРАТУРА

B o t s c h a n t z e v V. (1981). Revisio generis *Halothamnus* Jaub. et Spach (*Chenopodiaceae*). Novit. Syst. Plant. Vascul., 18. 146.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VIII 1981.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 635.965.285.3 (477)

Я. П. Дидух, Р. В. Камелин, Г. С. Куковица

ALLIUM OBLIQUUM (ALLIACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ УКРАИНЫ

YA. P. DIDUKH, R. V. KAMELIN, G. S. KUKOVITSA. *ALLIUM OBLIQUUM (ALLIACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE UKRAINE

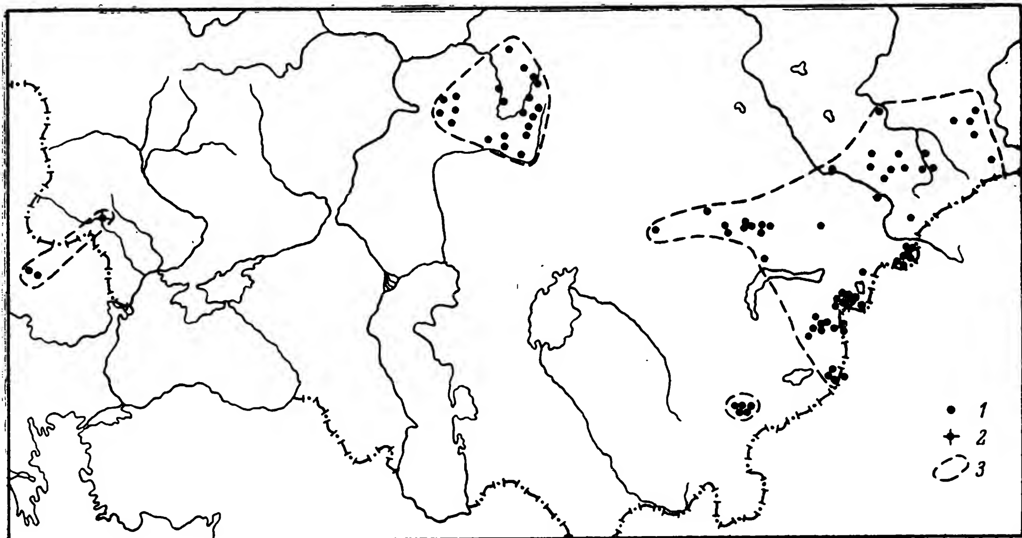
Allium obliquum был собран в 1979 г. недалеко от с. Устье Каменец-Подольского р-на Хмельницкой обл. на известняковом уступе левого берега р. Смотрич. На основании данных систематики, географии и экологии вида делается вывод, что в третичное время он был элементом палеопрерий. В четвертичное время произошел разрыв ареала *A. obliquum* и этот реликтовый вид, как и многие другие виды палеопрерий, был «поглощен» степной растительностью.

Во время экспедиции по Подолии в июне 1979 г. недалеко от с. Устье Каменец-Подольского р-на Хмельницкой обл. был собран ранее не отмечавшийся для Украины *Allium obliquum* L. Популяция этого вида насчитывала лишь 10—15 экземпляров, которые росли на каменистом труднодоступном известняковом уступе левого берега каньонообразной долины р. Смотрич на высоте 2.5—3 м от дна долины и 5—6 м ниже вершины каньона. Местопроизрастание *A. obliquum* затененное, хорошо увлажняется выходящими и образующими водопадик грунтовыми водами.

Систематическое положение, распространение и экология *A. obliquum* имеют целый ряд особенностей. Как считают Р. В. Камелин (1973) и Т. Я. Омельчук-Мякушко (1979), это единственный в СССР представитель секции *Petroprason* F. Herm. и, таким образом, хорошо систематически изолированный от других многочисленных видов этого рода. Секция *Petroprason* близка к секции *Oreiprason* F. Herm., но по типу древнее ее.

Изучение образцов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (KW) и других, а также литературных источников (Введенский, 1935; Лыпа, 1966; Алексеев, 1967; Камелин, 1973) дает возможность построить ареал этого вида, простирающийся с востока на запад на 4.5 тыс км, характеризующийся огромными — более тысячи километров — дизъюнкциями, и выделить четыре хорошо очерченных «острова» (см. рисунок). Эти острова, как подметил Ю. Е. Алексеев (1967), приурочены в целом к горным системам (Алтай, Саур-Тарбагатай, Тянь-Шань, Южный Урал, Южные Карпаты) и частично захватывают окружающие мелкосопочники и равнины в лесостепной и степной зонах. При этом, как видно из рисунка, самыми большими размерами характеризуются приалтайско-казахстанско-джунгаро-северотяньшанский и южноуральский острова, в то время как в Южном Тянь-Шане этот вид локализован лишь на Ферганском хребте (Камелин, 1973), а в Румынии — в Трансильванских горах в окрестностях г. Торда («Flora exiccata Austro-Hungarica» G. et J. Wolff, 1860; Алексеев, 1967).

Интересна экология *A. obliquum*. Внешний мезофитный облик растения (довольно высокое, с широкими листьями) как будто свидетельствует, что перед нами лесной элемент. Но этот вид, как правило, избегает лесов и, например, в Казахстанском мелкосопочнике является характерным растением каменистых лугостепей, а экстразонально — и природниковых лугов (иногда со слегка



Ареал *Allium obliquum*.

1 — местонахождения, известные по гербарным образцам и литературным данным; *2* —местонахождение, обнаруженное авторами; *3* — границы «островов» ареала.

солонцеватыми почвами) (Карамышева, Рачковская, 1973), в долине рек Урумбаш и Арсланбоб произрастает в зарослях степных кустарников, на Южном Урале и в Приуралье — в зарослях степных кустарников, на лесных опушках, лугах и травянистых склонах (Станков, Талиев, 1949; Лыпа, 1966; Алексеев, 1967; Омельчук-Мякушко, 1979), в Трансильвании — на известняковых обнажениях («Flora exiccata Austro-Hungarica», G. et J. Wolff, 1860; Алексеев, 1967).

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что хорошо изолированный в систематическом отношении, характеризующийся дизъюнктивным ареалом, мезофитный по облику, но петрофитный по экологии *A. obliquum* является весьма древним реликтом, слабо конкурентоспособным и сохраняющимся лишь в наиболее защищенных местах с более резкими формами рельефа.

На основании анализа аналогичных дизъюнктивных ареалов ряда степных и горных видов Ю. Е. Алексеев (1967) пришел к выводу, что разрыв ареала *A. obliquum*, вероятно, произошел в раннем голоцене, когда из южных рефугиумов лесная растительность распространялась к северу. Мы не разделяем точки зрения Алексеева. Несомненно, *A. obliquum* более древний вид, который, вероятно, в третичное время был элементом палеопрерий, физиономически напоминавших лесостепь и простиравшихся севернее Древнего Средиземья (Овчинников, 1955). Дериватом их ныне являются степные кустарники, которые вслед за Б. А. Быковым и Е. Д. Степановой (1953) следует считать самостоятельным типом растительности (флороценотипом). Анализ ареалов многих видов рода *Spiraea* L., близкого к нему рода *Sibiraea* Maxim., обладающего значительной северобалканско-алтай-тяньшанской дизъюнкцией ареала между двумя очень близкими видами *Sibiraea altaiensis* (Laxm.) Schneid. и *S. croatica* Degen, а также ареалов типа *Clematis integrifolia* L., наводит на мысль, что уже эти кустарниково-степные (или лесостепные) типы были локализованы в рефугиумах Балкан (Южных Карпат) и Алтая в течение четвертичного периода. Но если учесть, что в этих же рефугиумах были локализованы и многие первично-лесные (а ныне таежные или субальпийско-высокотравные) типы, например *Aquilegia transsilvanica* Schur — *A. glandulosa* Fisch. ex Link, *Atragene alpina* L. — *A. sibirica* L., *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch (incl. *W. trifolia* Rochel) и многие неморальные субсредиземноморские типы со сходными разрывами ареалов (на Алтае представлены расами *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed., *Dentaria sibirica* (O. E. Schulz) N. Busch, *Erythonium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl., а также теми же видами (в Европе — из балкано-карпатских рефугиумов)

Polystichum braunii (Spenn.) Fée, *Potentilla rupestris* L.), то следует считать, что в рефугиумах Южной Европы, как и в Алтайско-тяньшанской стране, сохранялись элементы разных флороценотипов в течение всего (или большей части) четвертичного периода. Разрывы ареалов между Карпато-Балканами и Алтаем поэтому следует считать четвертичными. Другое дело, что современное распространение рассматриваемых видов уже в пределах каждой горной системы есть и результат их расселений, перемещений в течение голоцена, часто весьма существенных. В дальнейшем в голоцене и плейстоцене в результате протекавшего в различных направлениях флороценогенеза из палеопрерий под влиянием общего процесса ксерофитизации возникли степи, обогатившиеся как за счет мигрировавших с востока (Центральной Азии) и юга (из различных центров Древнего Средиземья) ксерофильных видов, так и за счет поглощения видов палеопрерий. Многие из этих видов, как, например, *Allium obliquum*, сохранили свой мезофильный облик и различным способом приспособились к жизни в более ксеротических зональных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е. (1967). Ареал *Allium obliquum* L. в Европе. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 12. — Быков Б. А., Степанова Е. Ф. (1953). Кустарниковые степи как тип растительности. Изв. ВГО, 85, 1. — Введенский А. И. (1935). Род Лук — *Allium* L. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Лыпа А. Л. (1966). Сем. *Liliaceae* — Лилейные. В кн.: Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Овчинников П. Н. (1955). Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности. Тр. АН ТаджССР, 31. — Омельчук-Мякушко Т. Я. (1979). Сем. *Alliaceae* J. G. Agardh — Луковые. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Станков С. С., Талиев В. И. (1949). Определитель высших растений европейской части СССР. М., Советская наука.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Ботанический сад им. А. В. Фомина
Киевского государственного университета.

Получено 5 III 1981.

УДК 582.738 (47)

Г. Е. Сафонов

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР ВИД РОДА *CALLIGONUM (POLYGONACEAE)*

G. E. SAFONOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CALLIGONUM* (*POLYGONACEAE*) FOR THE FLORA OF THE EUROPAEAN PART OF THE USSR

До сих пор для флоры европейской части СССР приводился один вид рода *Calligonum* с крылатыми плодами — *C. aphyllum*. В низовье Волги, на территории Астраханской обл. найден новый вид этого рода с щетинистыми плодами — *C. caput-medusae*. Указываются местонахождения нового растения, описываются растительные сообщества, среди которых оно произрастает, а также высказываются предположения относительно миграции его на Нижнюю Волгу.

Calligonum caput-medusae Schrenk джузгун голова Медузы — среднеазиатский кустарник высотой около 2 м из сем. *Polygonaceae* — описан с берегов оз. Балхаш. Широко распространен в Средней Азии (Арало-Каспий, Прибалхашье, Сырдарья, Амударья, Каракумы, Кызылкумы). Обитает на бугристых

песках и в песчаных степях (Павлов, 1936). Для флоры европейской части СССР этот вид рода *Calligonum* L. до сих пор не приводился (Григорьев, 1930; Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964, и др.).

Изучая псаммофитную флору низовья Волги, мы на протяжении многих лет (1970—1980 гг.) неоднократно находили *C. caput-medusae* в ряде районов Астраханской обл. на развеваемых и уплотненных бугристых песках. Наиболее часто данный вид фиксировался по правобережью Волги близ г. Астрахани в районе Астраханских (Приволжских) песков вдоль шоссе Астрахань—Волгоград от пос. Стрелецкий до с. Замьяны Астраханской обл. В 1970—1972 гг. *C. caput-medusae* мы собирали на западном побережье оз. Баскунчак (пос. Нижний Баскунчак) Астраханской обл., на песчаном массиве, удаленном от прежнего местонахождения более чем на 250 км.

Таким образом, наши многолетние наблюдения показали, что *C. caput-medusae* давно растет в низовье Волги. Это обстоятельство дает основание занести указанный вид в список растений флоры европейской части СССР.

В районе Астраханских (Приволжских) песков *C. caput-medusae* не образует сплошных зарослей, а встречается отдельными экземплярами по бугристым заросшим или слабо развеваемым пескам. Подавляющее число экземпляров приурочено к псаммофитным растительным сообществам, основу которых составляют белополынники с *Artemisia arenaria* DC.,[1] джузгунники с *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke и фитоценозы колосняка кистистого *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. Наряду с основными эдификаторами здесь широко распространены виды *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv., *Euphorbia seguierana* Neck., *Centaurea arenaria* Bieb., *C. adpressa* Ledeb., *Tragopogon ruthenicus* Bess. ex Krasch. et S. Nikit., *Syrenia siliculosa* (Bieb.) Andrz. и др. Весной заметную роль в сложении растительных сообществ играют эфемеры *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Senecio noëanus* Rupr., *Alyssum desertorum* Stapf, *Crepis tectorum* L., *Nonea caspica* (Willd.) G. Don fil., *Secale sylvestre* Host и некоторые другие.

Ближайшее место произрастания *Calligonum caput-medusae*, указанное во «Флоре Казахстана» (Павлов, 1960), находится в Прикаспийской части Казахской ССР. Проникновение среднеазиатского вида на Нижнюю Волгу шло, видимо, следующим образом. Со времени установления в Прикаспии аридного климата создались благоприятные экологические условия для вегетации крайних ксерофильных элементов флоры. Пустынные виды, не встречая на пути миграции существенных преград, могли активно проникать в аридные районы юго-востока европейской части СССР. Переносу семян способствовали господствующие ветры восточного направления. Плоды *C. caput-medusae* густо усажены разветвленными щетинками и представляют собой миниатюрное перекати-поле. Они свободно могли переноситься ветром на значительные расстояния. Вероятно, таким способом *C. caput-medusae* проник в низовье Волги.

Гербарные образцы, собранные нами в низовьях Волги, уточнялись в среднеазиатских секторах следующих Гербариев: Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Главного ботанического сада АН СССР (Москва) и Московского государственного университета, где имеются идентичные экземпляры, собранные в различное время и определенные Н. В. Павловым, Ю. Д. Сосковым и Р. А. Ротовым.

Материалы, собранные в низовье Волги, хранятся в Гербарии Астраханского государственного педагогического института, а также отосланы в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Главного ботанического сада АН СССР.

Автор благодарит Ю. Д. Соскова и Р. А. Ротова за помощь, оказанную при определении собранного материала.

ЛИТЕРАТУРА

Григорьев Ю. С. (1930). *Calligonum* L. — Джузгун. В кн.: Флора Юго-Востока европейской части СССР, 4. Тр. Главн. бот. сада (Ленинград), 43, 1. — Павлов Н. В. (1936). *Calligonum caput-medusae* Schrenk. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. —

[1] Латинские названия растений приводятся по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

Павлов Н. В. (1960). *Calligonum caput-medusae* Schrenk. В кн.: Флора Казахстана, 3. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Станков С. С., Талиев В. И. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. М., Советская наука.

Астраханский государственный педагогический институт.

Получено 6 I 1981.

УДК 582.259

А. М. Матвиенко

О НОВОМ ДЛЯ АЛЬГОФЛОРЫ СССР ВИДЕ *MYXOCHLORIS SPHAGNICOLA (XANTHOPHYTA)*

A. M. MATVIENKO. ON THE NEW SPECIES OF THE ALGOFLORA OF THE USSR *MYXOCHLORIS SPHAGNICOLA (XANTHOPHYTA)*

В Моховатом сфагновом болоте в окрестностях Харькова впервые для альгофлоры СССР обнаружен представитель плазмодиальных форм *Myxochloris sphagnicola* из отдела желтозеленых водорослей.

Myxochloris sphagnicola Pasch. — очень своеобразный представитель желтозеленых водорослей. Своеобразие вида проявляется прежде всего в том, что растения имеют необычное для водорослей вегетативное тело — плазмодий. Это представитель одного из двух [1] монотипных родов с плазмодиальной структурой тела, известных вообще в пределах водорослей. Второй его особенностью является то, что он живет в водоносных гиалиновых клетках листьев сфагнового мха. Вегетативное тело особи, покрытое перипластом, заполняет весь объем клетки мха, приобретая форму последней.

Протопласт его состоит из цитоплазмы, множества мелких ядер и дисковидных хроматофоров, расположенных в ее пристенном слое. Имеется также множество мелких, беспорядочно разбросанных по плазмодию пульсирующих вакуолей и капелек масла (см. рисунок, *1—3*).

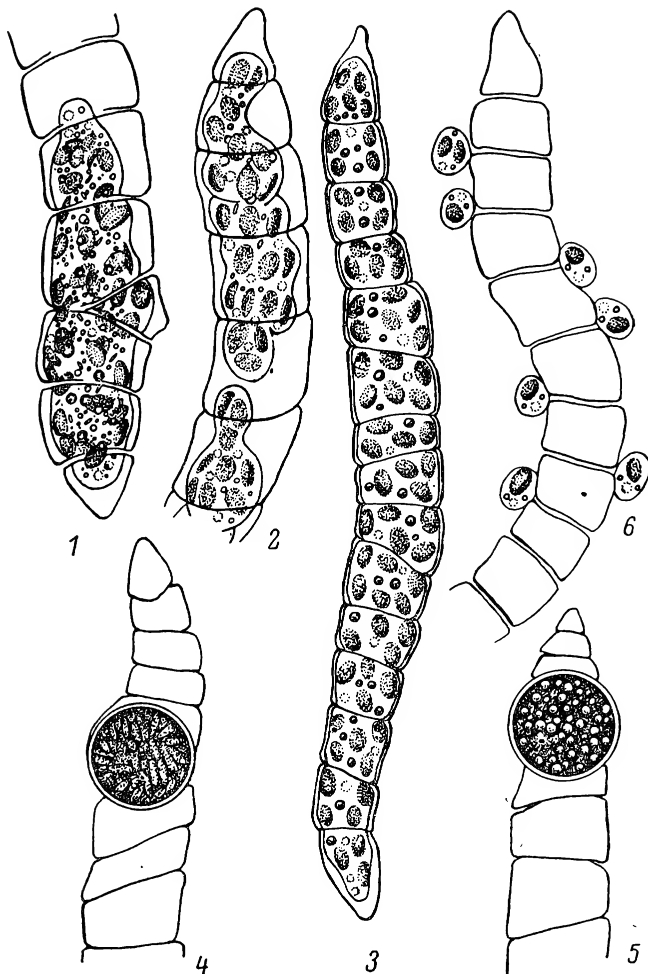
Все эти особенности дают полное основание отнести *M. sphagnicola* к типичным представителям плазмодиальной структуры, в свое время предложенной нами (Матвієнко, 1960) и уже примененной (Матвієнко, Догадіна, 1978) в качестве самостоятельной ступени морфологической дифференциации тела водорослей. Что же касается строения таллома, то из ныне известных пяти основных типов его по сумме признаков можно отнести к типу таллома неклеточного строения (Матвієнко, Догадіна, 1978).

M. sphagnicola был описан A. Pascher (1930) из сфагновых болот Богемии (Чехословакия). По утверждению H. Ettl (1968, 1978), в Чехословакии этот вид обычен, встречается он и в других странах Западной Европы (Австрия, ФРГ). В Советском Союзе еще никем не был обнаружен.

Осенью 1980 г. в связи с подготовкой «Флоры желтозеленых водорослей Украины» мы предприняли специальные поиски этого вида. Обнаружен он был в одном из сфагновых болот окрестностей г. Харькова — так называемом Моховатом болоте. Это реликтовое болото в долине р. Уды (приток Северского Донца), расположенное на отложениях песков Полтавского яруса третичного периода. В свое время оно детально изучалось известными ботаниками Е. М. Лавренко (1927) и Д. К. Зеровым (1938).

По данным Лавренко (1927), основу сфагновой сплавины этого болота составляли два вида сфагнума — *Sphagnum amblyphyllum* Russ. и *S. recurvum* P. de B. (по определению А. В. Фомина). В центре торфяника Е. М. Лавренко произвел бурение для определения стратиграфии отложений торфа. Пыльцевой анализ

[1] Принадлежность к водорослям третьего рода — *Chlamydomyxa* Archer (Archer, 1875) — мы считаем сомнительным.



Myxochloris sphagnicola.

1—3 — плазмодии разных размеров; *4*, *5* — акинеты; *6* — внедрение амебоидов в полость водоносной клетки листа сфагнума (*1* — по Пашеру; *2* — по Эттлу; *3—6* — ориг.).

этих образцов торфа провел Зеров. По его утверждению, это было единственное в то время болото в бассейне р. Северский Донец, образцы торфа которого подверглись исследованию пыльцево-статистическим методом (Зеров, 1938).

До указанных работ и после них этот водоем привлекал к себе внимание многих других исследователей. В течение ряда лет мы изучали его альгофлору (Матвиенко, 1950, 1951). По мнению Е. М. Лавренко (1927), в числе немногих болот Харьковщины Моховатое болото безусловно заслуживало охранных мер. К сожалению, в связи с близостью глубокого карьера, где производится активная разработка песка, в настоящее время указанный водоем находится на грани гибели. Вот в этом умирающем водоеме и был впервые для Советского Союза обнаружен *M. sphagnicola*.

С целью его выявления был произведен отбор образцов сфагнума из разных участков сплавины, а также взяты выжимки из сфагнума, сетяной планктон и бентос из «окон» воды, окружающих сплавину. Тщательный просмотр (свыше 50 экземпляров растений) позволил нам обнаружить в водоносных клетках листьев мха плазмодий *M. sphagnicola* (см. рисунок, *3*).

Довольно часто плазмодии этого вида мы наблюдали в листочках из выжимок сфагнума, реже — из проб планктона и бентоса. Обнаруживали плазмодии главным образом в клетках отмирающих листьев сфагнума, реже — у живых растений. В последнем случае встречались они обычно в клетках верхушечных листьев, приобретавших в связи с этим грязновато-зеленоватую или зеленовато-

оранжевую окраску. В пределах верхушечных почек стебелька мха можно было наблюдать отдельные листочки, водоносные клетки которых сплошь были инфицированы плазмодием, в то время как выше и ниже по стебельку находились совершенно чистые, не затронутые инфекцией листочки мха. Инфекцию можно было наблюдать на разных стадиях развития водоросли: от трудно различимых в полости водоносных клеток шаровидных плазмодиев с 1—2 хроматофорами до хорошо заметных крупных плазмодиев со множеством хроматофоров (см. рисунок, *3*). Как правило, в клетках верхушечных листьев мха плазмодии встречались и были небольшими, в то время как в нижних, более старых и отмирающих листьях, они встречались чаще и обычно заполняли всю полость водоносных клеток.

Наблюдавшиеся нами крупные плазмодии *M. sphagnicola* были типичного строения, со множеством дисковидных, около 3—5 мкм в диам. хроматофоров. Расположены хроматофоры в общем равномерно по всему плазмодию, хотя и можно было наблюдать их бо́льшую скученность на конечных, по-видимому, растущих частях плазмодия. В некоторых, преимущественно отмирающих листьях сфагнума наряду с обычными плазмодиями мы наблюдали и их акинеты.[2] Это сжавшиеся и покрывшиеся более плотной оболочкой плазмодии, представляющие собой стадию покоя. По нашим наблюдениям, они чаще всего шаровидной формы (см. рисунок, *4—5*), реже — яйцевидные или эллипсоидные. Разрастаясь в полости водоносной клетки, они растягивают оболочку последней до значительных размеров, существенно изменяя ее обычные очертания. Оболочка молодых акинет бесцветная, прозрачная, на поверхности шероховатая, воспринимается как трехслойная. Хроматофоры в это время грязновато-зеленоватого цвета, тесно расположены, прикасаются друг к другу своими плоскостями. У зрелых акинет оболочка уплотненная и окрашена (вероятно, солями железа) в коричневатый цвет, воспринимается как двухслойная. Хроматофоры здесь приобретают оранжеватую окраску и, маскируясь множеством капель масла, становятся плохо различимыми. Чаще всего из плазмодия возникает одна акинета. Располагается она обычно в конце водоносной клетки (см. рисунок, *4—5*). Реже могут возникать за счет одного плазмодия несколько акинет, при этом иногда не весь плазмодий в данной водоносной клетке сфагнума расходуется на их образование.

По данным Pascher (1939), в цикле развития, схема которого воспроизведена в польском (Starmach, 1968) и некоторых других определителях желтозеленых водорослей, акинеты могут вести себя по-разному, но чаще всего при прорастании из них возникают амебоиды, посредством которых и осуществляется внедрение водоросли в водоносные клетки листьев сфагнума. К сожалению, нам не удалось проследить сам выход амебоидов из акинеты, зато нам неоднократно попадались в поле зрения микроскопа обрывки листьев с амебоидами, внедряющимися через поры в полость водоносных клеток (см. рисунок, *6*).

Находка *M. sphagnicola* в окрестностях Харькова свидетельствует о слабой изученности распространения водорослей вообще, и желтозеленых в частности. Отсутствие данных о встречаемости некоторых видов на территории Советского Союза говорит не о бедности нашей альгофлоры, а о том, что многие «ниши» жизни водорослей совсем не изучены, поэтому ряд известных для науки видов не выявлен у нас и не учтен. Нет сомнения в том, что в водоемах нашей страны обитают еще и не описанные, новые для науки виды. Полная инвентаризация флоры водорослей Советского Союза далеко не завершена. Между тем сведения о многих видах водорослей, особенно таких своеобразных, как *M. sphagnicola*, представляют большой теоретический интерес и могут иметь определенное практическое значение.

Плазмоидальная структура, выделенная нами как особая ступень морфологической дифференциации вначале для золотистых (Матвиенко, 1960), а позже и для желтозеленых (Матвiєнко, Догадiна, 1978) водорослей, является, на наш взгляд, одной из древнейших ступеней организации тела водорослей, а возможно, и других систематических групп низших растений. В этом плане *M. sphagnicola* мы должны считать очень древней реликтовой формой, дожившей

---

[2] По A. Pascher (1939, p. 260, fig. 170—171), — цисты.

до наших дней, возможно, благодаря особой выносливости ее цитоплазмы и многоядерности плазмодия.

Плазмодиальная ступень организации вегетативного тела, как и другие морфологические структуры у водорослей, обнаруживает выраженный параллелизм в развитии отдельных эволюционных линий, свидетельством чего является наличие у представителя золотистых водорослей — *Myxochrysis paradoxa* Pasch. (Pascher, 1916) — плазмодиальной структуры, сходной с таковой у *Myxochloris sphagnicola*. Наблюдается исключительное сходство в строении и индивидуальном развитии, а также образе жизни этих двух организмов, и только разный набор пигментов и различный состав продуктов ассимиляции заставляют относить их к разным отделам водорослей.

В цикле развития *M. sphagnicola* обращает на себя внимание обнаруженное в свое время Pascher (1939) явление, выражающееся в том, что важнейшие органеллы — ядра, хроматофоры, пульсирующие вакуоли и капли масла — нередко бывают сосредоточены в суженной конечной части плазмодия. Весьма возможно, что это способствует более энергичному росту плазмодия именно этой частью вегетативного тела, являющейся своеобразной «точкой роста» таллома, а если это так, то можно высказать предположение, что возникновение в процессе эволюции полярности формы тела растений могло происходить и через посредство плазмодиальной структуры, ставшей основой для формирования существующих и в наше время очень своеобразных представителей водорослей, характеризующихся сифональной структурой вегетативного тела и неклеточным строением таллома (род *Vaucheria* и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Зеров Д. К. (1938). Болота УРСР. Рослинність і стратиграфія. Київ, Вид. АН УРСР. — Лавренко Є. М. (1927). Опис сфагнових та гіпново-осокових болот колишньої Харківщини. Збірн. В кн.: Охорона пам'яток природы на Україні, 1. Харків, Вид. Харків-Друк. — Матвиенко А. М. (1950). Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова. Тр. НИИ биологии ХГУ, 13. — Матвиенко А. М. (1951). Хризомонадовые Моховатого болота из окрестностей Харькова. Бот. матер. Отд. спор. раст., 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Матвієнко О. М. (1960). Шляхи і напрямки еволюційного розвитку золотистих водоростей. (*Chrysophyta*). Укр. бот. ж., 17, 4. — Матвієнко О. М., Догадіна Т. В. (1978). Жовтозелені водорості — *Xanthophyta*. Визн. прісноводн. водор. УРСР, 10. — Archer W. (1875). On *Chlamydomyxa labyrinthuloides* nov. gen. nov. sp. a new freshwater sarcoide organism. Quart. Jour. Microscop. Sci., Nov. ser., 15. — Ettl H. (1968). Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Tirols. Ber. Nat.-Med. Ver. Innsbruck, 56. Innsbruck. — Ettl H. (1978). *Xanthophyceae*. Süsswasserfl. Mitteleuropa, 3. Stuttgart—New York. — Pascher A. (1916). Fusionsplasmodien bei Flagellaten und ihre Bedeutung. Arch. Prot., 37. Jena. — Pascher A. (1930). Ueber einen grünen, assimilationsfähigen Plasmodialen Organismus in den Blättern von *Sphagnum*. Arch. Prot., 72. Jena. — Pascher A. (1939). Heterokonten. Rabenhorst's Kryptogamenfl.Bd. 11. Leipzig, Akad. Verlag. — Starmach K. (1968). *Xanthophyceae*. Flora słodkow. Polski, 7. Warszawa—Krakow.

Харьковский государственный университет. Получено 3 II 1981.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 727.65 (47+57)

25 ЛЕТ ГЕРБАРИЮ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД АН СССР

V. I. ARTEMENKO. 25 YEARS OF THE HERBARIUM OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES INSTITUTE OF BIOLOGY OF INNER WATERS

В 1979 г. исполнилось 25 лет со дня основания Гербария в Институте биологии внутренних вод АН СССР (ИБВВ АН СССР).

Основу его составили сборы водных и прибрежно-водных растений, начатые в 1954 г. А. М. Леонтьевым, Т. Б. Посохиной, А. П. Белавской — сотрудниками биологической станции «Борок» им. Н. А. Морозова. Эта станция была реорганизована в 1956 г. в Институт биологии водохранилищ АН СССР, а в 1962 г. — в Институт биологии внутренних вод АН СССР.

Пополнение гербария велось и ведется главным образом во время экспедиций по водохранилищам Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Волгоградское, Саратовское, Дельта Волги), Камы (Камское, Воткинское), Шексны (Шекснинское, Белое озеро), по озерам Ярославской и Калининской областей (Великое, Плещеево, Яхробольское, Искробольское, Неро, Коломенское, Островно, Моложье, Бельское, Заверховье, Боровно и др.), частично — по временным водоемам Краснодарского края и Ростовской обл. Кроме того, здесь хранятся сборы из Дагестана, Крыма, Украины, сделанные В. А. Экзерцевым. Постоянно исследуется водная, прибрежно-водная и наземная флора в окрестностях пос. Борок Ярославской обл.

Бо́льшую часть сборов произвели В. А. Экзерцев (с 1956 г.), Л. И. Лисицына (с 1969 г.), В. И. Артеменко (с 1971 г.). В июле 1978 г. ответственной за пополнение и сохранность гербария назначена В. И. Артеменко.

Одна из основных задач Гербария — иметь возможно более полную коллекцию видов растений, произрастающих во внутренних водоемах страны. В настоящее время на базе Гербария ведутся работы по морфологии и систематике водных и прибрежно-водных растений; хранящиеся в Гербарии материалы документируют результаты исследования флоры водоемов СССР.

В связи с решением I Всесоюзной конференции по высшим водным и прибрежно-водным растениям о создании при ИБВВ АН СССР координационного центра в Гербарий поступили коллекции от А. А. Биочино (360 листов, собранных на Кубе) и из Института озероведения АН СССР (96 листов, сборы с Карельских озер).

Гербарий начал обменные операции, передал, пока еще, правда, незначительные, коллекции Гербарию им. Д. П. Сырейщикова (MW) и Ботаническому институту им. В. А. Комарова АН СССР (LE).

По данным гербарных коллекций составлены систематический каталог и картотека видов, расположенных в порядке латинского алфавита. На каждую карточку полностью перенесена этикетка с указанием инвентарных номеров.

Растения хранятся в смонтированном виде: наклеены с помощью полосок клеющей бумаги на листы ватмана размером 42×28 см. Гербарные листы помещаются в специальных шкафах, в бумажных обложках, родовое и видовое названия вынесены на верхнюю часть обложки и хорошо видны. Названия семейств указаны на специальных бирках. Внутри основной обложки каждый вид положен в зависимости от водохранилищ, озер или областей, где он был собран. Семейства расположены по системе Энглера.

Состав гербария представлен в таблице.

Состав гербария по семействам

№ п/п	Семейство	Число видов	Число листов	№ п/п	Семейство	Число видов	Число листов
1	*Polypodiaceae* s. l.	6	28	55	*Rutaceae*	1	4
2	*Salviniaceae*	1	24	56	*Polygalaceae*	4	26
3	*Ophioglossaceae*	2	7	57	*Euphorbiaceae*	7	32
4	*Equisetaceae*	7	65	58	*Callitrichaceae*	3	72
5	*Lycopodiaceae*	4	18	59	*Celastraceae*	2	8
6	*Isoetaceae*	2	14	60	*Anacardiaceae*	1	1
7	*Pinaceae*	1	2	61	*Aceraceae*	4	8
8	*Cupressaceae*	1	2	62	*Balsaminaceae*	1	1
9	*Typhaceae*	3	145	63	*Tiliaceae*	1	4
10	*Sparganiaceae*	7	191	64	*Malvaceae*	4	9
11	*Potamogetonaceae*	19	946	65	*Hypericaceae*	2	9
12	*Zosteraceae*	1	3	66	*Elatinaceae*	2	29
13	*Najadaceae*	4	55	67	*Hydrophyllaceae*	1	2
14	*Scheuchzeriaceae*	1	1	68	*Cistaceae*	2	8
15	*Juncaginaceae*	2	21	69	*Tamaricaceae*	4	11
16	*Alismataceae*	4	158	70	*Violaceae*	10	62
17	*Butomaceae*	1	28	71	*Thymelaeaceae*	1	4
18	*Hydrocharitaceae*	4	127	72	*Lythraceae*	5	59
19	*Graminae*	77	809	73	*Onagraceae*	9	116
20	*Cyperaceae*	65	1432	74	*Trapaceae*	1	28
21	*Araceae*	3	34	75	*Haloragaceae*	3	141
22	*Lemnaceae*	4	30	76	*Hippuridaceae*	1	35
23	*Juncaceae*	17	308	77	*Araliaceae*	1	1
24	*Liliaceae*	15	66	78	*Umbelliferae*	30	141
25	*Iridaceae*	2	29	79	*Pyrolaceae*	7	30
26	*Orchidaceae*	12	21	80	*Ericaceae*	5	29
27	*Salicaceae*	15	164	81	*Vacciniaceae*	4	6
28	*Betulaceae*	5	16	82	*Primulaceae*	13	117
29	*Fagaceae*	1	4	83	*Oleaceae*	1	1
30	*Ulmaceae*	2	4	84	*Plumbaginaceae*	1	4
31	*Cannabaceae*	1	2	85	*Gentianaceae*	3	10
32	*Santalaceae*	1	1	86	*Menyanthaceae*	2	31
33	*Aristolochiaceae*	2	11	87	*Apocynaceae*	1	2
34	*Polygonaceae*	35	330	88	*Asclepiadaceae*	4	10
35	*Chenopodiaceae*	24	76	89	*Convolvulaceae*	3	3
36	*Amaranthaceae*	2	6	90	*Cuscutaceae*	1	1
37	*Caryophyllaceae*	39	182	91	*Polemoniaceae*	1	8
38	*Nymphaeaceae*	7	226	92	*Boraginaceae*	23	124
39	*Ceratophyllaceae*	2	132	93	*Verbenaceae*	1	1
40	*Ranunculaceae*	35	453	94	*Labiatae*	43	262
41	*Papaveraceae*	3	14	95	*Solanaceae*	3	14
42	*Cruciferae*	33	169	96	*Scrophulariaceae*	36	238
43	*Resedaceae*	1	3	97	*Lentibulariaceae*	4	96
44	*Droseraceae*	3	15	98	*Plantaginaceae*	6	32
45	*Crassulaceae*	3	8	99	*Rubiaceae*	18	136
46	*Saxifragaceae*	1	9	100	*Caprifoliaceae*	4	24
47	*Parnassiaceae*	1	13	101	*Adoxaceae*	1	3
48	*Hydrangeaceae*	1	2	102	*Valerianaceae*	2	21
49	*Grossulariaceae*	2	5	103	*Dipsacaceae*	5	21
50	*Rosaceae*	45	142	104	*Campanulaceae*	10	32
51	*Papilionaceae*	49	202	105	*Cucurbitaceae*	2	3
52	*Geraniaceae*	7	35	106	*Lobeliaceae*	1	8
53	*Oxalidaceae*	2	10	107	*Compositae*	99	445
54	*Linaceae*	2	10				

В. И. Артеменко.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок.

Получено 28 XI 1980.

УДК 002.704.31 : 727.65 (47+57)

ГЕРБАРИЙ ИНСТИТУТА ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ им. В. Н. СУКАЧЕВА СО АН СССР

I. YU. KOROPACHINSKY, I. P. KHLEBNIKOVA, N. P. KUTAFJEVA. THE HERBARIUM OF THE V. N. SUKACHEV INSTITUTE OF FOREST AND WOOD OF THE SIBERIAN BRANCH OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES

Гербарий Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР начал создаваться с 1962 г. сотрудниками лаборатории лесной типологии в процессе геоботанических исследований районов Сибири под руководством В. Н. Смагина. С 1976 г. сотрудники лаборатории искусственных фитоценозов под руководством И. Ю. Коропачинского целенаправленно проводят сборы коллекций древесных растений. Всего в Гербарии Института три отдела: высших растений (ответственная И. П. Хлебникова), древесных растений (ответственный И. Ю. Коропачинский) и микологический (ответственная Н. П. Кутафьева).

В отделе высших растений насчитывается до 10 тыс. гербарных листов, из них более 8 тыс. — в основном фонде, остальные — в дублетах. Кроме того, около 10 тыс. листов находится в обработке и надлежащим образом оформляется.

В начальный период создания Гербария растения собирались в основном с целью уточнения видового состава различных типов леса, а также для характеристики растительного покрова определенных районов. В настоящее время собираются по возможности все растения, встречаемые при полевых исследованиях. Большинство коллекций проверили и определили Л. П. Сергиевская, А. К. Скворцов и В. И. Грубов. Гербарий содержит преимущественно представителей лесной флоры, однако имеются и степные виды Южной Сибири (Хакасия, Забайкалье) и МНР. Собрана довольно большая коллекция видов характеризующих растительность высокогорий Южной Сибири. Ввиду специфики работы коллекторов (изучение типологии лесов Сибири) в гербарии почти отсутствуют виды сорной и прибрежно-водной растительности.

Хранение и оформление гербария по мере возможности осуществляются теми же способами, как и в Гербарии им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете им. В. В. Куйбышева.

Определенные и смонтированные растения размещены в картонных коробках, которые хранятся в гербарных шкафах.[1] На каждой коробке указан порядковый номер, семейство (крупным шрифтом), перечислены родовые названия помещенных в данной коробке растений.

Ввиду небольшого числа оформленных коллекций, а также того, что Гербарий Института по градациям И. Т. Васильченко (1975), по всей вероятности, не скоро достигнет средней величины, необходимости в выделении отделов внутри гербария высших растений пока нет. Коллекции размещены в коробках по семействам (по системе Энглера), представителей которых собирали во всех регионах Сибири, а роды и виды — по алфавиту. В инвентаризационных книгах списки растений составлены по принципу размещения их в коробках, с указанием числа сборов, региона и номера коробки.

Все растения смонтированы на плотную светлых тонов бумагу стандартных размеров (28×44 см). Каждый гербарный лист снабжен этикеткой, написанной на пишущей машинке. Дополнительно для картотеки печатается экземпляр каждой этикетки. На этикетках, предназначенных для картотеки, отмечаются наличие дублетов и номер коробки.

Флористический каталог составлен по семействам, расположенным в алфавитном порядке, и для облегчения работ с ним распределен по крупным географическим регионам. Внутри семейства роды и виды также расположены по алфавиту.

Число сборов неодинаково и зависит от числа экспедиций в тот или иной район. Так, коллекция Западно-Сибирской равнины невелика: собраны образцы из Томской, Тюменской областей и Красноярского края (Козульский р-н); коллекторы В. Д. Нащокин и Ю. С. Чередникова.

Наиболее полно представлена Саяно-Алтайская Горная страна. А. Г. Крылов и С. П. Речан собрали и определили гербарий из Алтая; В. Д. Нащокин, Д. И. Назимова и И. Ф. Новосельцева — из Салаиро-Кузнецкой горной области. Разнообразен по видовому составу гербарий, привезенный из Западного и Восточного Саяна, который собрали и определили Д. И. Назимова, Ю. С. Чередникова, И. П. Хлебникова, Т. С. Кузнецова, А. Г. Крылов,

---

[1] Для предохранения гербария от вредителей два раза в год (весной и осенью) в каждую коробку кладется по столовой ложке нафталина, завернутого в марлю.

С. П. Речан, Г. Н. Шурпо, В. И. Власенко. Не уступает ему по числу и качеству листов гербарий, привезенный В. Д. Нащокиным, С. А. Ильинской, Ю. С. Чередниковой из Тувы. Флора этого гербария представлена как степными, так и горно-таежными видами. Значительно меньше гербарий Хакасии, в основном в нем степные виды, собранные и обработанные И. В. Каменецкой.

Большое число сборов имеется со Среднесибирского плоскогорья (Эвенкия и Приангарье). Сборы и определения провели И. В. Каменецкая, В. П. Кутафьев, И. Ф. Новосельцева, И. П. Хлебникова.

Не менее полно, чем гербарий Саяно-Алтайской Горной страны, представлен гербарий Прибайкалья и Забайкалья. И. Ф. Новосельцева, Ю. С. Чередникова, Г. Н. Шурпо привезли и определили довольно полную и интересную коллекцию из многих районов этого большого Сибирского региона.

Небольшая, но интересная коллекция доставлена из Монголии И. А. Коротковым и Е. Н. Савиным.

В отделе древесных растений насчитывается до 5 тыс. гербарных листов, большинство из которых определено и проверено И. Ю. Коропачинским. Сборы охватывают районы Казахстана, Центральной и Восточной Сибири, Дальнего Востока, Сахалина, Арктической Сибири, Тувы (коллекторы И. Ю. Коропачинский, М. А. Шемберг, Т. Н. Встовская, а также выезжающие на практику студенты Сибирского технологического института и Красноярского государственного педагогического института).

Микологический гербарий содержит в основном сборы из Среднего и Южного Приангарья и небольшое число видов из Туруханского р-на Красноярского края. Наиболее полно представлены в коллекции грибы порядков *Agaricales*, *Boletales*, *Russulales*, *Polyporales*, менее полно — *Aphyllophorales*, группа порядков *Gasteromycetes*, сравнительно мало представителей порядка *Pezizales*. Общее число видов — 350, число образцов — 1500, около 300 гербарных пакетов составляет обменный фонд. Хранятся коллекции на гербарных листах в коробках по общепринятой форме хранения коллекций этого типа (Бондарцев, Зингер, 1950; Скворцов, 1977). При гербаризации грибов, кроме обязательного описания, делались акварельные рисунки плодовых тел. Иконотека содержит более 400 оригинальных рисунков различных видов грибов. Сборы, определение и оформление гербария, включая и зарисовки, сделала Н. П. Кутафьева.

Все отделы Гербария Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева АН СССР постоянно пополняются новыми образцами. Ежегодное увеличение количества гербарных листов в настоящее время составляет в среднем около 2 тыс. листов.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С., Зингер Р. (1950). Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения. Тр. Бот. инст. АН СССР, II, 6. — Васильченко И. Т. (1975). О рациональной организации гербариев. Бот. ж., 60, 6. — Скворцов А. К. (1977). Гербарий. Пособие по методике и технике. М., Наука.

И. Ю. Коропачинский, И. П. Хлебникова, Н. П. Кутафьева.

Институт леса и древесины
СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 17 IX 1979.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

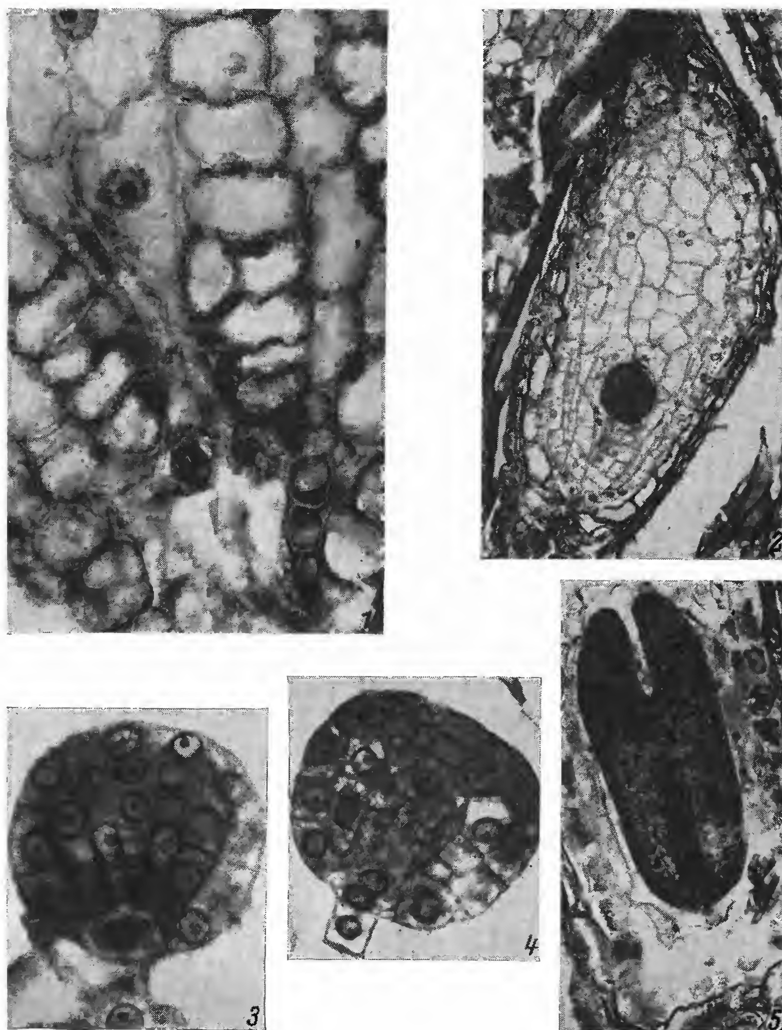


Рис. 4. Эмбриогенез и эндоспермогенез у *Streptocarpus rexii*.

1 — зигота, микропилярный гаусторий, клетки эндосперма, клетки интегументального тапетума, ×2000; *2* — зародыш, эндосперм, ×250; *3—4* — зародыш, деление гипофизарной клетки, ×2000; *5* — 2-семядольный зародыш, разрушение клеток эндосперма, ×500.

$^{1}/_{2}$ 1 Зак. 1079

К ст. И. Н. Третьяковой, с. 516

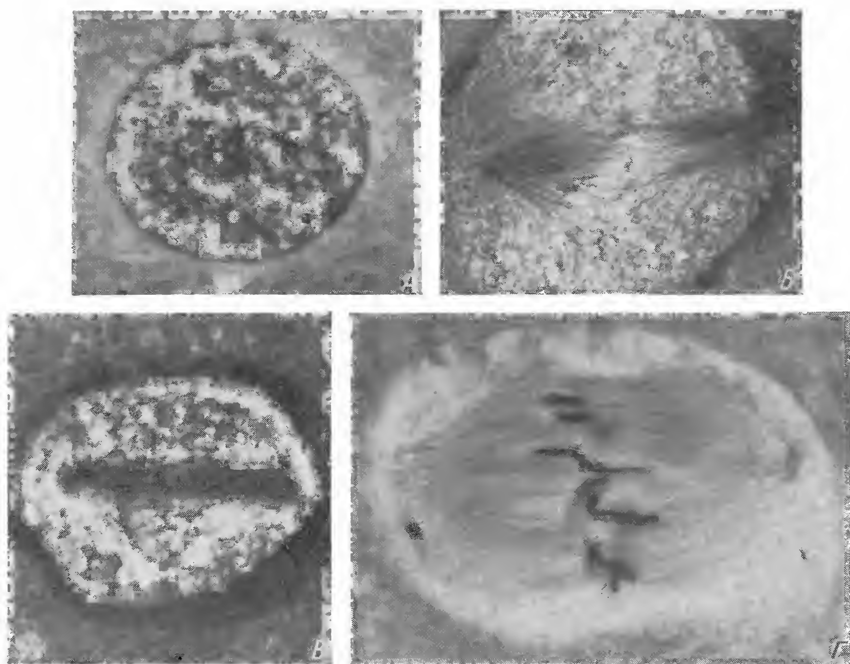


Рис. 1. Сгустки хроматина в ядре яйцеклетки перед деструкцией.

А — зрелое ядро яйцеклетки, 23 VIII 1977; *Б*, *В* — темноокрашенные структуры в ядре яйцеклетки, 31 VIII 1977; *Г* — гаплоидное деление ядра яйцеклетки, 31 VIII 1977.

К с. 517

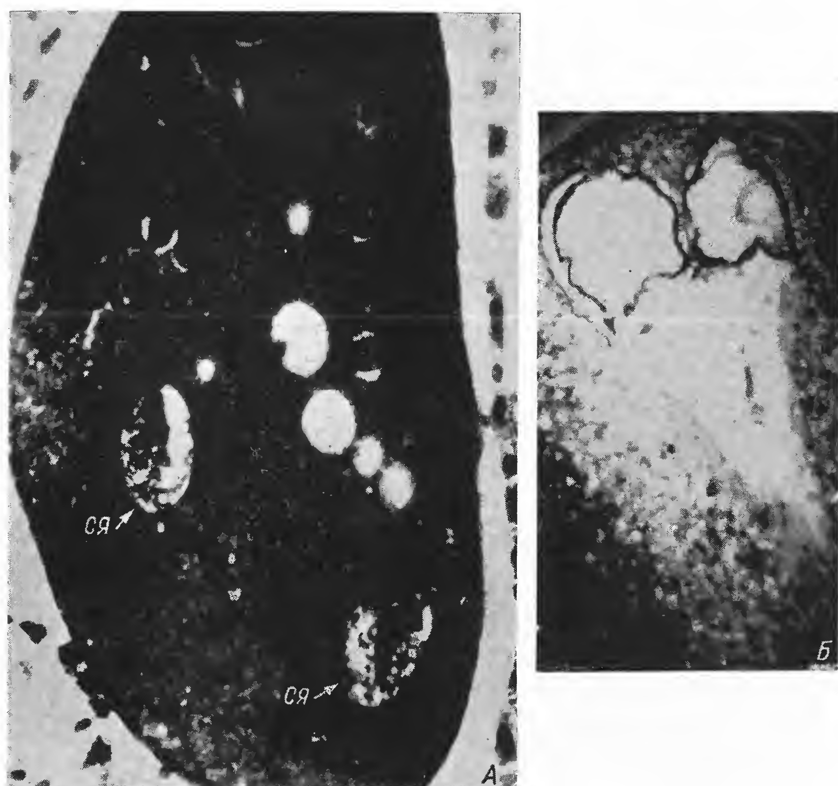


Рис. 2. Образование свободных ядер (*ся*) проэмбрио у аномальных шишек кедра сибирского 4 IX 1977 (*А*) и разрушенные архегонии; виден зародышевый канал, 27 IX 1977 (*Б*).

К ст. С. Е. Дунаевой, с. 528

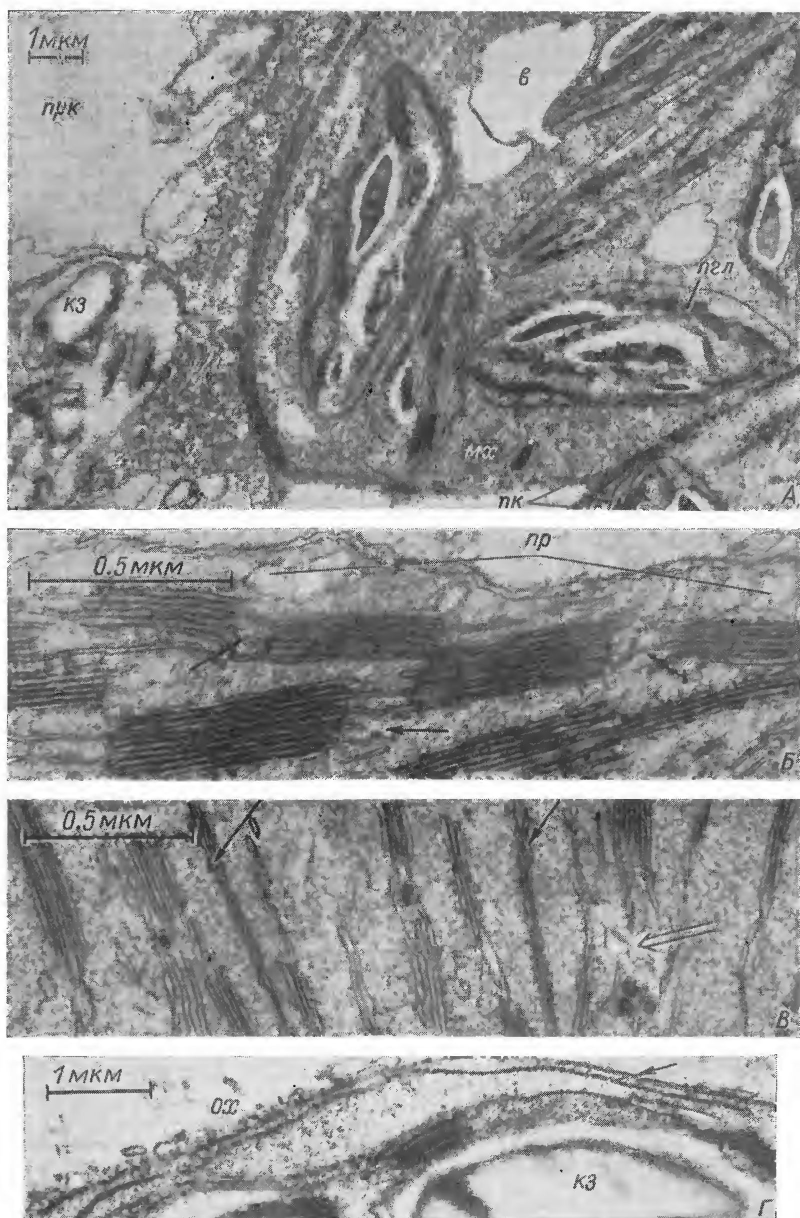


Рис. 2. Фрагменты клеток и хлоропластов растущей зерновки.

А — клетки мезокарпия; видны различия в ультраструктуре поперечных и продольных клеток и содержащихся в них пластид; *Б* — хлоропласт поперечной клетки; стрелками обозначено характерное расположение межгранных тилакоидов; *В* — фрагменты хлоропластов, содержащие зоны ДНК; стрелками обозначены контакты оболочек соседних хлоропластов, двойной стрелкой — зоны ДНК; *Г* — участок хлоропласта вблизи его оболочки; стрелкой обозначены две замкнутые мембраны («петля») в перистромиуме хлоропласта, проходящие вдоль его оболочки на значительной протяженности.

в — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *мх* — митохондрия, *ох* — оболочка хлоропласта, *пк* — поперечная клетка мезокарпия, *прк* — продольная клетка мезокарпия, *пгл* — пластоглобулы, *пр* — периферический ретикулум.

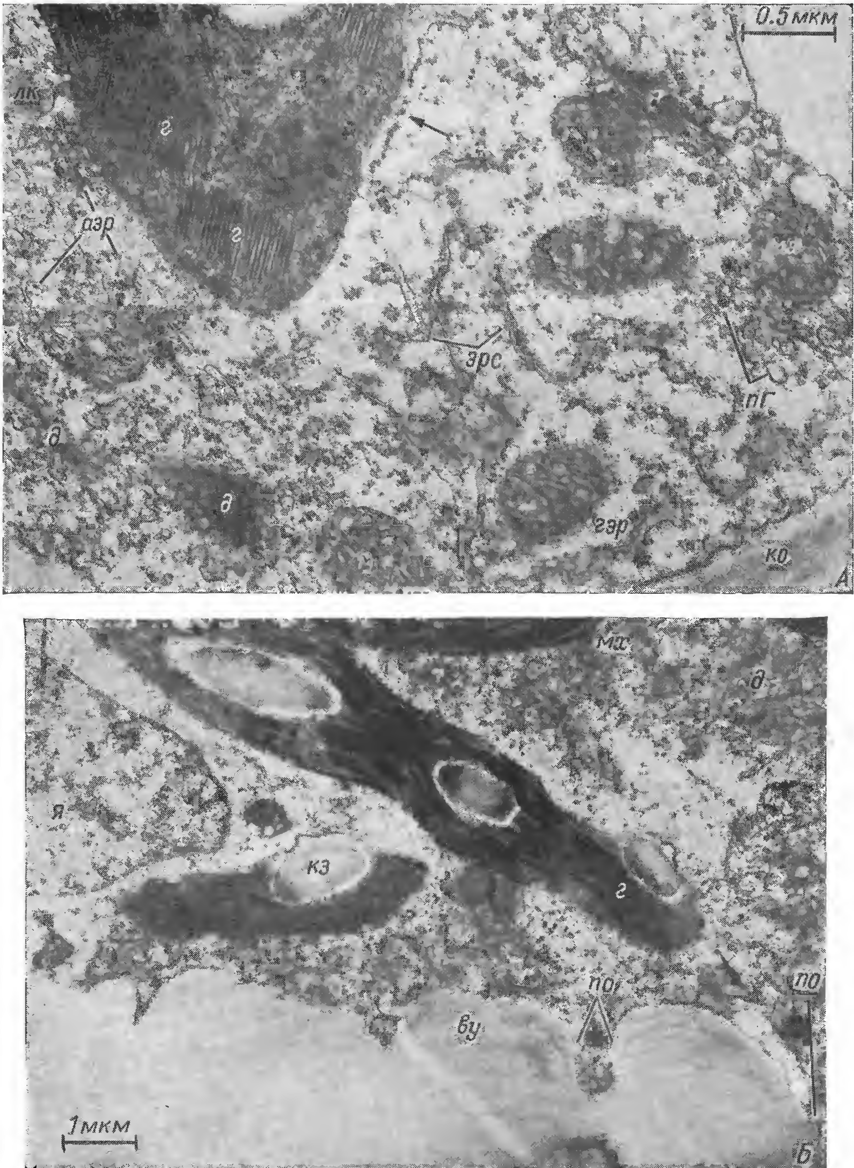


Рис. 3. Поперечные клетки мезокарпия в период налива зерновки (молочная спелость).

А — часть клетки с диктиосомами, митохондриями и элементами эндоплазматического ретикулума; стрелкой обозначен контакт цистерны эндоплазматического ретикулума с оболочкой хлоропласта; *Б* — часть клетки с вторичным утолщением оболочки и порами. *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *г* — грана, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *ву* — вторичное утолщение, *д* — диктиосома, *ко* — клеточная оболочка, *лк* — липидная капля, *по* — пора, *п* — пузырьки Гольджи, *эрс* — эндоплазматический ретикулум смешанного типа. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

К с. 529

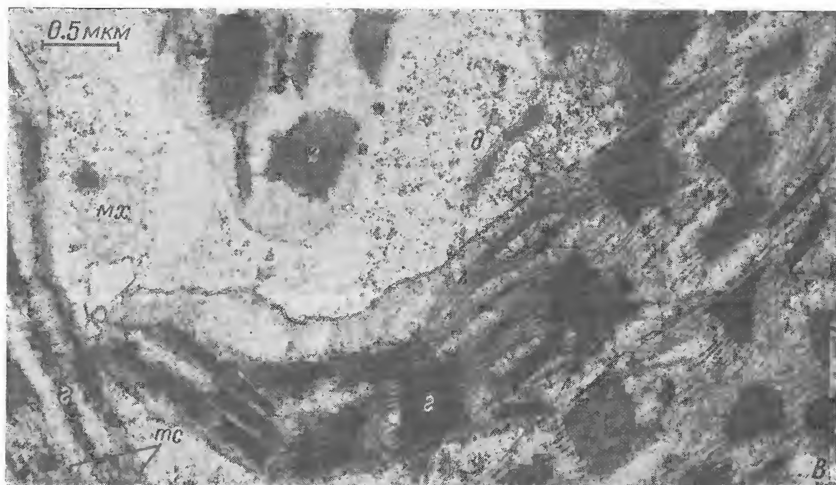


Рис. 3. *В* — часть клетки с хлоропластами (видны их расположение и структура).

К с. 530

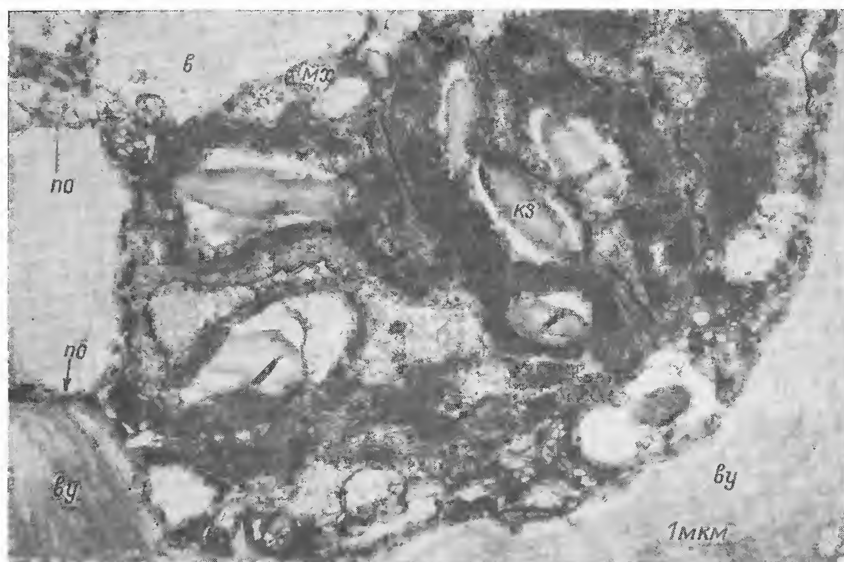


Рис. 4. Срез через вершину поперечной клетки мезокарпия (поздняя молочная спелость зерновки). Видны деструкция протопласта и вторичное утолщение клеточной оболочки с порами.

Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3, *А*, *Б*.

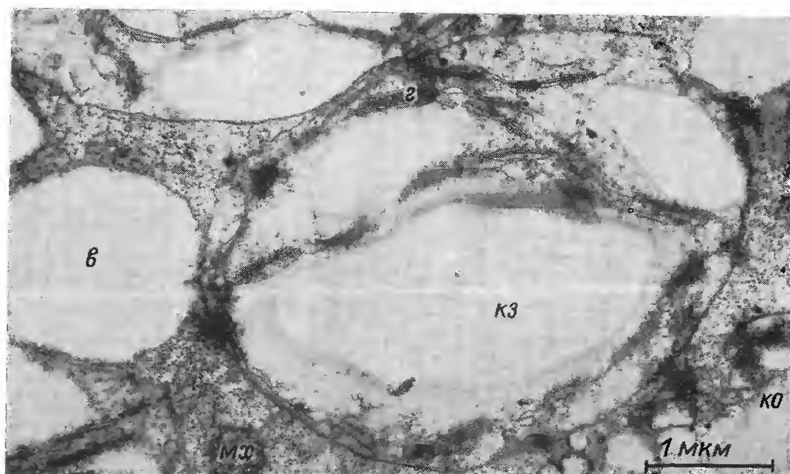


Рис. 5. Пластиды в продольной клетке мезокарпия растущей зерновки ($^1/_2$ окончательной длины). Видны их внутренняя структура и заполненность крахмалом.

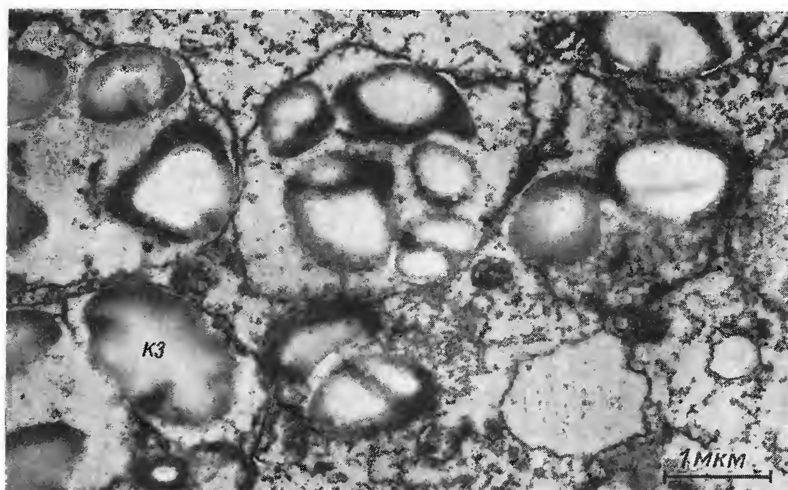


Рис. 6. Фрагмент продольной клетки мезокарпия (ранняя молочная спелость зерновки). Начало деградации протопласта. Пластиды представлены амилопластами.

Обозначения те же, что на рис. 2 и 3.

К ст. Е. Н. Анановой, с. 534

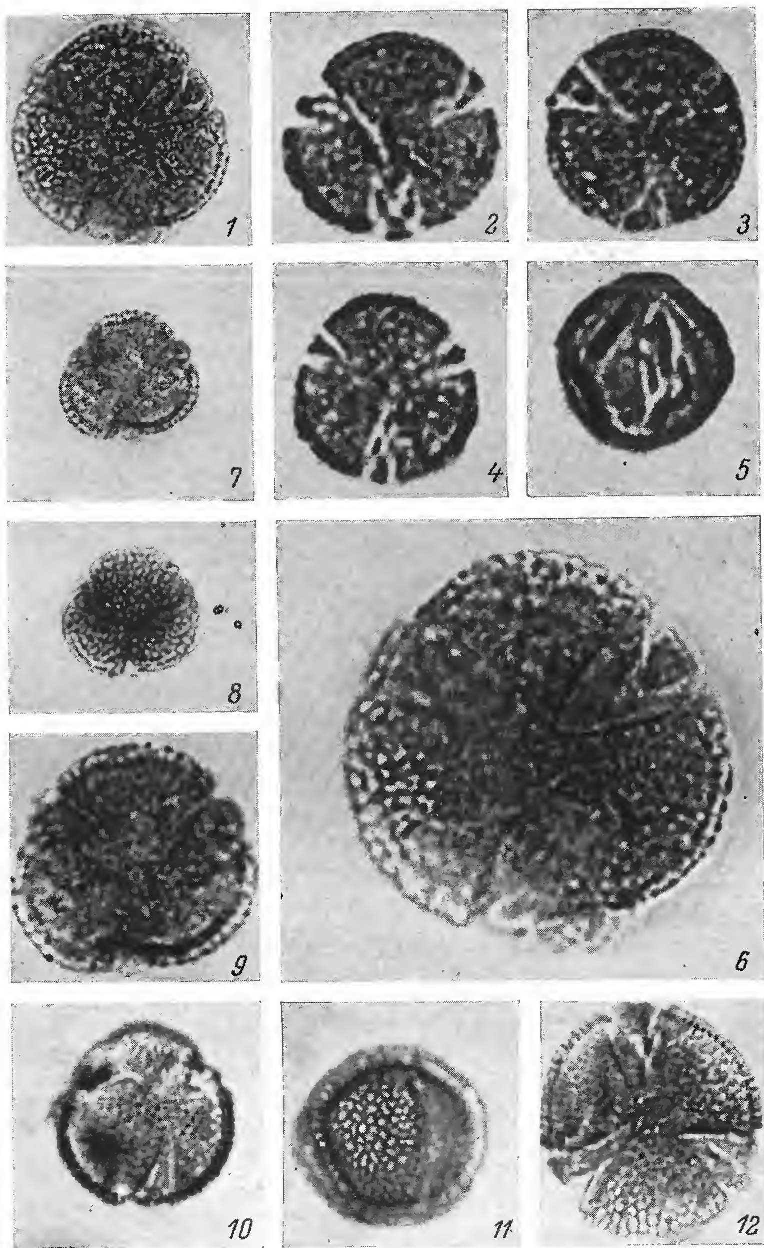


Рис. 2. Ископаемая и современная пыльца рода *Disanthus*.

1—6 — *Disanthus kuprianovae*. *1*, *6* — Керченский п-ов, верхний сармат ($N_1^3S_3$); *2—5* — бассейн р. Иловли, нижний миоцен (N_1^1); *1*, *2—4*, *6* — полярная и *5* — экваториальная проекции. *7—9* — *D. kuprianovae* var. *minor*. Окско-Донская равнина, скв. 72, глубина 95 м, средний миоцен (N_1^2); одно и то же пыльцевое зерно при разных наводке и увеличении; *10—12* — *D. cercidifolia*. Увел.: *1—5*, *7*, *8*, *10—12* — 1000; *6*, *9* — 2000.

1 р. 90 к.

Индекс 70056